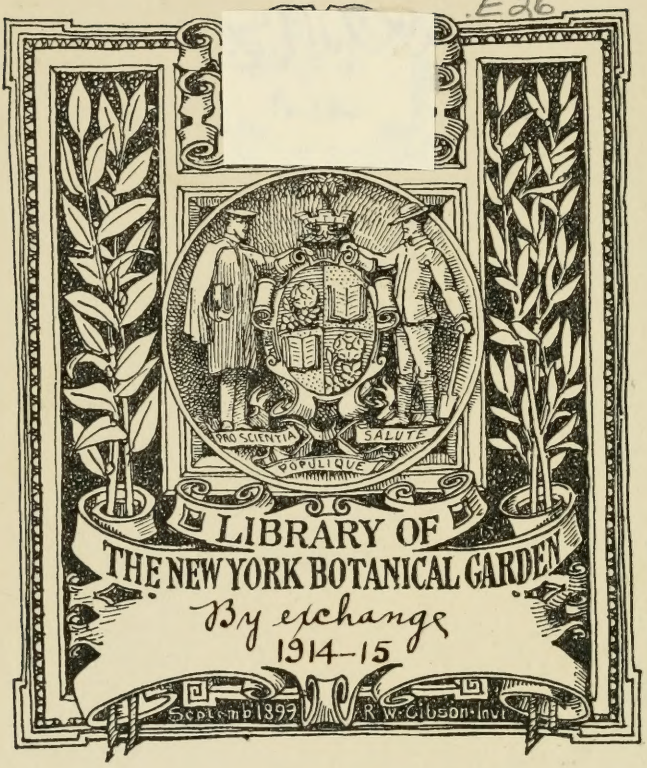
X R
E26


PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
By exchange
1914-15
Septemb 1899
R W Gibson Invt

580.5
N283

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M. M.

M. W. Beyerinck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt,
Hugo de Vries, Th. Weevers et
F. A. F. C. Went.

Volume XI.

Nachdruck und Uebersetzung verboten.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden,
overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

M. de Waal. — 1914. — Groningue.

RECUEIL

DES

TRAVAUX BOTANIQUES NÉERLANDAIS.

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M. M.

M. W. Beyerinck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt,
Hugo de Vries, Th. Weevers et
F. A. F. C. Went.

Volume XI.

Nachdruck und Uebersetzung verboten.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden,
overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

M. de Waal. — 1914. — Groningue.

X.R
.E26
v. 11-12
1914-15

SOMMAIRE.

Articles:

C. van Wisselingh. On the nucleolus and karyokinesis in Zygnema. With Tab. I . . . 1

C. van Wisselingh. On intravital precipitates 14

J. Kuijper. Die Entwicklung des weiblichen Geschlechts-apparats bei Theobroma Cacao. Mit Tab. II 37

J. Kuijper. Notizen über einige Pflanzenkrankheiten erregende Pilze Surinams. 44

Tine Tammes. Die Erklärung einer scheinbaren Ausnahme der Mendelschen Spaltungsregel 54

J. C. Kapteyn. Tree-growth and meteorological factors. With Tab. III and IV . . 70

J. C. Schoute. Beiträge zur Blattstellungslehre II. Über verästelte Baumfarne und die Verästelung der Pteropsida im allgemeinen. Mit Tab. V—XXI . 94

Marie S. de Vries. Der Einfluss der Temperatur auf den Phototropismus 195

M. Nieuwenhuis—von Uexküll-Güldenband. Sekretionskanäle in den Cuticularschichten der extrafloralen Nektarien 291

Th. Weevers. Die letale Einwirkung einiger organischen Giftstoffe auf die Pflanzenzelle 312

Z. Kamerling. Über die Wachsthumsweise und über den Dimorphismus der Blätter von Strutanthus flexicaulis Mart. 342

R. de Boer. Index alphabétique 353

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M. M.

M. W. Beyerinck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt,
Hugo de Vries, Th. Weevers et
F. A. F. C. Went.

Volume XI. Livraison 1.

Nachdruk und Uebersetzung verboten.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden,
overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

M. de Waal. — 1914. — Groningue.

RECUEIL

DES

TRAVAUX BOTANIQUES NÉERLANDAIS.

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M. M.

M. W. Beyerinck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt,
Hugo de Vries, Th. Weevers et
F. A. F. C. Went.

Volume XI. Livraison 1.

Nachdruk und Uebersetzung verboten.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden,
overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

M. de Waal. — 1914. — Groningue.

SOMMAIRE.

Articles:

C. van Wisselingh.	On the nucleolus and karyokinesis in Zygnema. With Tab. I.	1
C. van Wisselingh.	On intravital precipitates .	14
J. Kuijper.	Die Entwicklung des weiblichen Geschlechts-apparats bei Theobroma Cacao. Mit Tab. II.	37
J. Kuijper.	Notizen über einige Pflanzenkrankheiten erregende Pilze Surinams	44
Tine Tammes.	Die Erklärung einer scheinbaren Ausnahme der Mendelschen Spaltungsregel	54
J. C. Kapteyn.	Tree-growth and meteorological factors. With. Tab. III and IV.	70

On the nucleolus and karyokinesis in Zygnema.

Ninth contribution to the kwowledge of karyokinesis.

by

C. VAN WISSELINGH.

Whilst *Spirogyra* has very often been used for the investigation of the nucleus and nuclear division, *Zygnema* has so far as I know, up to the present, only been studied for this purpose by two investigators. It should be no cause for surprise that the latter alga has generally been neglected. The dimensions of the cells and nuclei are so much smaller than those in the larger species of *Spirogyra*, that one would expect to meet with still greater difficulties in a karyokinetic investigation than would arise in the case of *Spirogyra*. Such is indeed the case and in studying karyokinesis I have not been able to trace the details of the process to the same extent as in different species of the genus *Spirogyra*.

Mabel L. Merriman [1]) was the first to study karyokinesis in *Zygnema*. She could not with certainty identify the species studied, because she had no zygospores at her disposal. The chief results of her inquiry were as follows.

She found in the nucleus of *Zygnema* no body that corresponds to the nucleoli of higher plants. There is in

[1]) Mabel L. Merriman, Nuclear division in *Zygnema*. Reprinted from The Botanical Gazette, 41, Jan. 1906, p. 43—53.

the middle of the nucleus a central body that is composed of the greater portion of the cromatin-granules, whilst the rest of the chromatin-granules is situated in the peripheral network between the central body and the nuclear membrane. During karyokinesis the central body splits into many small ones, whilst the granules in the network increase in size. In this way there are formed 20 or more mostly loose chromosomes. A spirem is not formed. The chromosomes come to lie in a ring round the centre. The nuclear membrane dissolves. Then the chromosomes approach one another, and unite into 4 to 6 tetrads or groups of four, which become arranged in two parallel planes, lying close together. The chromosomes of these two planes separate. No longitudinal splitting takes place. The groups of four now divide into smaller groups, which form two rings. Thereupon the central body is formed, composed usually of the greater number of the chromosomes. A nuclear membrane also appears again. Daughter nuclei with many tetrahedral granules, with several masses and with a single mass are observable.

Eud. Escoyez [1]) investigated the nucleus and karyokinesis in a species of *Zygnema*, which he believes to have been different from that studied by Miss Merriman, but which he could not identify.

His results are entirely different from those of Miss Merriman. He states that in the resting nucleus, there can be distinguished a network, an ordinary nucleolus and a nuclear membrane. Rarely there are two nucleoli in the nucleus. The nucleolus, according to Escoyez, lies in a cavity (cavité périnucléolaire) which is surrounded by a very thin membrane. He thinks it possible, however, that this cavity is formed in the fixing. He describes the

[1]) Eud. Escoyez, Le Noyau et la Caryocinèse chez le *Zygnema*. Extrait de la Revue "La Cellule", t. XXIV, 2d fasc. 1907, p. 355—367.

nucleolus as mostly spherical and homogeneous; in some cases it shows an irregular, very aberrant form.

Escoyez states that during the prophase of karyokinesis thicker parts arise in the network which shows a looser structure. Finally 30 to 40 chromosomes are formed which resemble rodlets.

The chromosomes arise directly from the network which does not first form a spirem. The nucleolus plays no morphological part in the formation of chromosomes. Its shape undergoes modification and finally it completely dissolves. Escoyez states that the nuclear spindle penetrates into the nuclear-cavity and that the chromosomes subsequently form an equatorial ring. Then longitudinal splitting takes place, the chromosome halves take up a position near the two poles of the nuclear spindle, which are found near the chromatophores. They crowd together into plate-shaped bodies. Later they again become visible to the number of 30 to 40. Gradually a network forms which corresponds with that of the resting nucleus. Escoyez says that the nucleolus is first a small body which gradually increases in size. Its formation is independent of the chromosomes.

The object of Escoyez's investigation was not only to control Miss Merriman's results, which diverge greatly from those generally obtained in karyokinetic inquiry, but he wished also to answer the question whether *Zygnema* so far as the nucleolus and karyokinesis are concerned, agrees with *Spirogyra* where according to Escoyez J. Berghs[1]) has established that the twelve chromosomes arise exclusively derived from the nucleolus. As is already evident from the above, Escoyez's investigation yielded negative results on both points. His results differ widely from

---

[1]) J. Berghs, Le Noyau et la Cinèse chez le *Spirogyra*. Extrait de la Revue "La Cellule", t. XXIII, 1er fasc. 1906. p. 55—85.

those of Miss Merriman and also from those of Berghs obtained with *Spirogyra*.

With regard to the latter, I remark, that the opinions of investigators on the nucleolus and karyokinesis of *Spirogyra* are very divergent and that weighty objections can be advanced against the conclusions of Berghs in particular [1]).

The object of my own inquiry was to answer the question concerning the agreement of the two genera in respect of the nucleoli and karyokinesis, of which I had already made a complete study in five species of *Spirogyra*. The results obtained with three thick species have been already described [2]), those with two thinner ones are still to be published.

The species of *Zygnema* which I examined and of which I also had the zygospores, I identified as *Zygnema cruciatum*.

The method of investigation was mainly the same as that which I had previously used with good results in the case of *Spirogyra* and other plants, namely, fixing with Flemming's mixture and treating with chromic acid. I modified the method slightly so as to facilitate the investigation of *Zygnema*. The many globules of fat in the cytoplasm sometimes greatly hinder the investigation of the nuclei. For this reason I fixed with absolute alcohol, then left the material for some days in ether, transferred it again to absolute alcohol and replaced this by distilled

[1]) C. van Wisselingh, Ueber die Karyokinese bei *Oedogonium*. Beihefte zum Botan. Centralblatt. Bd. XXIII (1907), Abt. I. pag. 152 and foll.

[2]) C. van Wisselingh, Ueber den Nucleolus von *Spirogyra*. Bot. Zeitung 1898, Heft XI XII, p. 195. — Ueber Kernteilung bei *Spirogyra*. Flora, 1900, 87. Bd. 4. Heft, p. 355. — Untersuchungen über *Spirogyra*. Bot. Zeitung, 1902, Heft VI, p. 115. — Ueber abnormale Kernteilung, Bot. Zeitung, 1903, Heft X/XII p. 201.

water. Finally the material was placed in Flemming's mixture, in which it remained some days, until the treatment with chromic acid yielded the desired result, namely, slow solution of the cytoplasm and chromatophores and isolation of the nucleus. The latter afterwards gradually dissolves, during which process some of the more resistant parts become very clearly visible. No contraction or coalescence of the protoplast should occur. Should this happen as the result of a faulty application of the method, the material is useless. The strength of the chromic acid solution, which I applied, was 10 or 25 %. Sometimes the chromic acid, when it had acted sufficiently, was washed out with distilled water and the preparations were stained blue by means of "Brilliantblau extra grünlich".

The preliminary treatment with alcohol and ether was advantageous and unaccompanied by any drawback. The troublesome fat was got rid of and it seemed to me that the fixation of the nuclei in *Zygnema* was even better than by the direct action of Flemming's mixture. I did not see the cavity round the nucleolus, which Escoyez named cavité périnucléolaire, and regarding the existence of which in the living object there are also differences of opinion in other cases. Therefore I assume that no such cavity occurs in the living material and this agrees with the results I obtained previously with other plants.

Resting nucleus (Tab. I, Fig. 1). The nucleus is situated in the middle of the cell between the two chromatophores and is stretched longitudinally. The following parts can be distinguished in the resting nucleus: the nuclear membrane, the network composed of small granular bodies united by fine threads, and the nucleolus. I never saw a resting nucleus with two nucleoli. There is nothing special to say about the nuclear membrane and the nuclear network. With regard to the latter there is here as little reason

as in other cases for assuming that the granules and the connecting threads are chemically different.

The nucleolus calls for special attention. Superficial observation would lead to the assumption that it is an almost spherical body, about which nothing special can be said. More exact observation, even before the action of chromic acid, shows that sometimes two small points on the nucleolus can be distinguished (Fig. 1). During the action of chromic acid (Fig. 2) they become much more visible and are seen to be small bodies which sometimes resemble rodlets. They are situated on the periphery of the nucleolus, usually opposite one another and seem often half immersed in the principal mass. According as a more concentrated or weaker solution of chromic acid is used, the nuclear network or the main mass of the nucleolus dissolves first (Fig. 2 and 3). In either case, however, the two small bodies show a longer resistance. During the process of dissolution it can be seen that the two small bodies are united by a thread which generally runs across the nucleolus and is straight or slightly bent, but which may also be much curved. When the nuclear network has dissolved and the chromic acid has also had a strong solvent action on the main mass of the nucleolus, the thread which unites the two small bodies can be distinguished, and when the preparations are further stained with "Brilliantblau extra grünlich", all is still more clearly and more easily visible. The two corpuscles are stained dark-blue, the thread, which unites them, is paler and the rest of the nucleolus is light blue. After more prolonged action of the chromic acid the thread with the two corpuscles alone is still present (Fig. 4); after a still longer action only the latter are found and finally these also are seen to have dissolved. This can all be seen with special clearness after staining with "Brilliantblau extra grünlich."

In every preparation that I made, the above observations were confirmed dozens of times, so that I am in no doubt that the nucleolus in *Zygnema* differs in type from that of the higher plants, and resembles the nucleolus of *Spirogyra* in having a peculiar structure. In *Spirogyra* there are two convoluted threads or a threadwork or network, in *Zygnema cruciatum* there are two short corpuscles united by a thread or indeed a thread with two thickened ends.

I consider the main mass of the nucleolus in *Zygnema* as identical with the substance which occurs in *Spirogyra* together with the threads or the thread- or network in the nucleolus. I have not been able to answer the question whether the nucleolus in *Zygnema*, like that of *Spirogyra*, possesses a membrane.

A few nucleoli did not seem to correspond to the above description, although I cannot definitely state, that these were aberrant. I have never met with very abnormal nucleoli such as Escoyez observed in the resting nucleus so that the question occurs to me whether such nucleoli do not arise in fixing, like the perinucleolar cavity or whether perhaps they may be of a pathological nature.

Karyokinesis. In investigating karyokinesis in *Zygnema* the first question concerned the behaviour of the thread with tickened ends in the nucleolus, for in *Spirogyra crassa* I was able to determine without interruption the karyokinetic changes in the two nucleolar threads. In *Zygnema* I have not succeeded in doing this. Observation in this case must necessarily be so much more minute and is accompanied by so many more difficulties, that after a few futile attempts I was obliged to abandon the study of the changes in the nucleolar thread. I am unable therefore to give any further information about this important point.

At the beginning of karyokinesis the nuclear network

has a somewhat coarser and looser structure; everywhere there arise by aggregation portions which are much thickened, whilst the meshes become wider. The nucleolus acquires an irregular shape and seems to dissolve completely. By further aggregation of the nuclear network threads are formed, resembling strings of pearls (Fig. 5). The nuclear-wall is then still visible. In later stages it is dissolved and the network has formed a number of short. thick corpuscles, which are connected together by thin filaments. Meanwhile there arises from the cytoplasm gathered round the nucleus a well developed nuclear spindle, whose pointed poles extend to the chromatophores. The nuclear network now moves back more and more into the equatorial plane, so that finally there is in the centre of the nuclear spindle a flat round disc surrounded by the spindle-fibres (Fig. 6). This is the nuclear-plate. It is composed of a number of small bodies resembling short thick pieces of thread or lumps which are joined to each other by fine threads (Fig. 7), or they may be intimately connected or completely united. Their number cannot be determined. Clearly visible and well-formed chromosomes, such as occur in some *Spirogyra* species to the number of 12 or 6, are not found in *Zygnema*, but there is no great objection to calling the small, short bodies of the nuclear plate chromosomes, in agreement with the usual nomenclature. The mass out of which the nuclear plate is composed appears noticeably smaller than that of the network of the resting nucleus.

The nuclear plate of *Zygnema cruciatum* is not ring-shaped. Miss Merriman and Escoyez believe that they have seen annular nuclear-plates in *Zygnema*, but I think this is a visual delusion. When a nuclear-plate is seen edge-ways, it may appear as if it were a ring, but if looked at afterwards from the side (Fig. 7), as is possible in using the chromic acid method, all doubt immediately

vanishes. I came to the same conclusion with *Closterium* [1]), in which Lauterborn [2]) had described a ring-shaped nuclear-plate.

The nuclear-plate divides by longitudinal splitting into two halves which separate (Fig. 8 and 9). At first their structure becomes more dense. When, by the use of chromic acid, they have been isolated and fall over, they somewhat resemble round discs which appear spotted in consequence of local differences in density. These halves of the nuclear-plate develop into daughter-nuclei which acquire a membrane and consequently show a sharp outline (Fig. 10). It is difficult to say when the nuclear membrane reappears. The dense structure of the halves of the nuclear plate again gives place to a looser one and finally there is again spread out within the nuclear-membrane a fine network, which resembles that of the resting nucleus. During the entire process of karyokinesis the nuclear network forms a coherent whole. When the structure becomes looser again, the nucleoli also quickly appear. At first there can be distinguished in the network many small masses more or less globular and irregular, which gradually unite into several larger masses (Fig. 10) and finally form one single spherical mass in the centre of the nucleus. This representation of the origin of the nucleolus differs very much from that given by Escoyez, but it agrees with what has been observed in *Spirogyra* where also many nucleoli flow together into a single one.

There is a further point to be noted concerning the development and position of the daughter nuclei in *Zygnema cruciatum*. In *Spirogyra* and other cases the halves of the nuclear plate take up a position near the poles of

---

[1]) C. van Wisselingh, Ueber Kernstruktur und Kernteilung bei *Closterium*, Beih. zum Bot. Centralbl., Bd. XXIV (1912), Abt. I. p. 429.

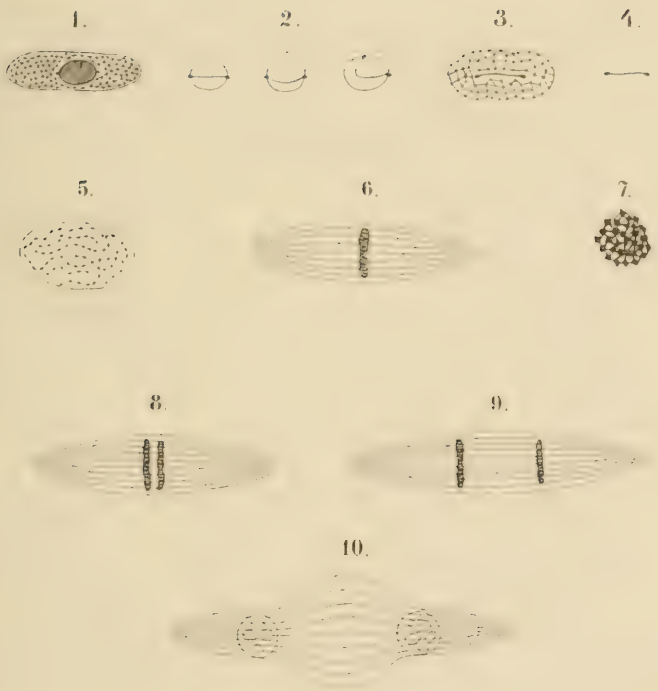
[2]) R. Lauterborn, Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der *Diatomeen*, 1896, Fig. 68.

themselves however, are also sometimes different and perhaps not always complete. Also the fixing agent and the method of investigation may contribute to the divergence between the results of different investigators. Escoyez, for example, observed a perinucleolar cavity, whilst I, using an other method of fixation observed no such cavity. Miss Merriman and Escoyez both believe they have seen ring-shaped nuclear-plates, whilst I came to a different conclusion, using a method by which the nuclear-plates could be observed edgeways as well as sideways.

It seems to me desirable that the various investigators should endeavour to complete their observations on *Zygnema*, and extend them to more species and also should apply different methods of investigation. Exchange of material might also be very useful. Some such action would be conducive to agreement, which will not be readily obtained by other means.

EXPLANATION ON FIGURES.

Fig. 1. The resting nucleus.
„ 2. Nucleoli isolated by the use of chromic acid.
„ 3. Nucleolus-thread with the rest of the nuclear network.
„ 4. Nucleolus-thread isolated by the use of chromic acid.
„ 5. Karyokinetic figure; the nucleolus has dissolved; threads are formed resembling strings of pearls.
„ 6. Nuclear-spindle with the nuclear-plate.
„ 7. Nuclear-plate isolated by the use of chromic acid.



C. van Wisselingh del.

Fig. 8. Nuclear-spindle with the halves of the nuclear-plate after the longitudinal splitting of the nuclear-plate.

„ 9. Nuclear-spindle with the separated halves of the nuclear-plate.

„ 10. Nuclear-spindle with the daughter-nuclei.

On intravital precipitates.

by

C. VAN WISSELINGH.

The precipitates caused by basic substances in living plant cells have long attracted the attention of investigators and the literature on this subject is already voluminous. Charles Darwin was the first to investigate these precipitates. He [1]) first mentions the phenomenon in his work on insectivorous plants, and calls it aggregation. As de Vries [2]) has pointed out, Darwin includes two different phenomena under this name: in the first place, the movements which he discovered in the protoplasm of the cells of the glands of *Drosera rotundifolia* and other insectivorous plants, movements which occur whenever stimulation causes an increased secretion, and in the second place the precipitates which occur in the protoplasm when ammonium carbonate is used as a stimulus.

As Ch. Darwin [3]) has shown, precipitates with ammonium carbonate and with ammonia are also formed in many other cases in living plant cells. He stated that the precipitates no longer occur when the preparations are heated in water for 2 to 3 minutes to the boiling point and on this account he was inclined to consider the

---

[1]) Charles Darwin, Insectivorous plants. 1875, p. 38. Chapter III.

[2]) Hugo de Vries, Ueber die Aggregation im Protoplasma von *Drosera rotundifolia*. Bot. Zeit. 44. Jahrg. 1886, p. 1.

[3]) Charles Darwin, The Action of Carbonate of Ammonia on the Roots of certain Plants. The Journal of the Linnean Society. Botany. Vol. XIX. 1882, p. 239.

reaction as a vital one. With regard to the chemical nature and physiological significance of the substance of which the precipitates are composed, Darwin expressed himself very cautiously. He supposed that they consist of protein and considered that we have to deal with an excretion product. He concluded his last-mentioned paper as follows: "But I hope that some one, better fitted than I am, from possessing much more chemical and histological knowledge, may be induced to investigate the whole subject". From this it follows that Darwin may have thought that another explanation of the phenomenon he had discovered was also possible.

Fr. Darwin [1]) defends his father's views, as far as the chemical nature of the precipitate is concerned, which ammonium carbonate produces in the tentacles of *Drosera rotundifolia*. De Vries [2]) is also of the opinion that the precipitate belongs to the group of the proteins, as far as its behaviour towards reagents is concerned.

The precipitates caused by ammonium carbonate in the cell-sap of *Spirogyra* and of other plants, have also been investigated by Pfeffer [3]). In his opinion they are composed of protein tannate and give reactions both with protein- and with tannin-reagents.

Loew and Bokorny [4]) have written numerous papers

---

[1]) Francis Darwin, The process of aggregation in the tentacles of *Drosera rotundifolia*. Quarterly journal of microsc. science. Vol. XVI. 1876, p. 309.

[2]) l. c. p. 42 ff. and 57 ff.

[3]) W. Pfeffer, Ueber Aufnahme von Anilinfarben in lebenden Zellen. Untersuchungen aus dem botan. Institut zu Tübingen. 2. Bd. 1886—1888. p. 239 ff.

[4]) O. Loew und Th. Bokorny, Ueber das Vorkommen von activem Albumin im Zellsaft und dessen Ausscheidung in Körnchen durch Basen. Bot. Zeit. 45. Jahrg. 1887. p. 849. — Ueber das Verhalten von Pflanzenzellen zu stark verdünnter alkalischer Silberlösung. Bot. Centralblatt. 10. Jahrg. 1889. XXXVIII. Bd. p. 581 and 614. XXXIX. Bd.

on the subject of precipitation in living plant cells by various basic substances. In these publications, the same points generally have been stated, so that they can here be dealt with together.

In the opinion of these two investigators the precipitates which have been caused in the cells by ammonium carbonate, antipyrine and caffeine consist of active protein. The bodies of which the precipitates are composed, called by these writers proteosomes, can be formed both in the protoplasm and in the cell-sap. According to Loew and Bokorny the formation of proteosomes is a real vital reaction. When the cells have been killed, the reagents mentioned cannot any longer bring about the phenomenon, because the active protein has been changed into passive protein.

The two authors describe peculiarities of the precipitates and mention positive results which they obtained with various protein reagents. The precipitates are stated to be composed either exclusively of active protein or they contain also other substances, such as tannin, but it is emphatically declared in this connection, that the admixture of other substances is "unwesentlich".

---

p. 369. XL. Bd. p. 161 and 194. — Versuche über aktives Eiweiss für Vorlesung und Praktikum. Biologisches Centralblatt. 1891. XI. p. 5. — Zur Chemie der Proteosomen. Flora. 1892. Ergänzungsb. p. 117. — Aktives Eiweiss und Tannin in Pflanzenzellen. Flora. Cl. 1911. p. 113—116. Autoreferat. Botan. Centralblatt. 32. Jahrg. 1911. I. Halbjahr. Bd. 116. 1911. p. 361.

Th. Bokorny, Neue Untersuchungen über den Vorgang der Silberabscheidung durch actives Albumin. Jahrb. f. wiss. Bot. XVIII. Bd. 1887. p. 194. — Ueber die Einwirkung basischer Stoffe auf das lebende Protoplasma. l. c. Bd. XIX. 1888. p. 206—220. — Ueber Aggregation, l. c. Bd. XX. 1889. p. 427. — Zur Kenntniss des Cytoplasmas. Ber. d. d. bot. Gesellsch. Bd. VIII. 1890. p. 101. — Zur Proteosomenbildung in den Blättern der *Crassulaceen*. l. c. Bd. X. 1892. p. 619. — Ueber das Vorkommen des Gerbstoffes im Pflanzenreiche und seine Beziehung zum activen Albumin. Chemiker-Zeit. 1896. No. 103. p. 1022

The views of Loew and Bokorny that precipitates caused in living plant-cells by ammonium carbonate, ammonia, antipyrine, caffeine and other basic substances are protein precipitates have been contested by Af Klercker[1]), Klemm[2]) and Czapek[3]). All these consider that the precipitates are in reality tannin precipitates. On treating these and the cell-sap with protein reagents they always obtained negative results, while on the other hand tannin reagents gave positive ones.

It is worthy of notice that Klemm in connection with his experiments with methylene-blue regards tannin as of secondary importance in the case of *Spirogyra*. Here another as yet unknown substance might cause the precipitate.

Czapek states that the precipitates may sometimes take up other substances, such as colouring-matter from the cell-sap and lipoids. Also, in spite of the negative results of experimental investigation, he thinks that the precipitates sometimes may contain protein substances, because the latter occurs in the cells.

There is a divergence of opinion between the last-mentioned investigators as to the place where the precipitates occur. Af Klercker holds that they occur in the cell-sap. Klemm thinks that detailed study will probably show more and more, that they are formed exclusively in the cell-sap and not in the protoplasm or in both, as

---

[1]) J. E. F. Af Klercker, Studien über die Gerbstoffvakuolen. Inaug. Diss. Tübingen 1888.

[2]) P. Klemm, Beitrag zur Erforschung der Aggregationsvorgänge in lebenden Pflanzenzellen. Flora 1892, p. 395. — Ueber die Aggregationsvorgänge in *Crassulaceen*zellen. Berichte d. d. bot. Gesellsch. Bd. X. 1892, p. 237.

[3]) F. Czapek, Ueber Fällungsreaktionen in lebenden Pflanzenzellen und einige Anwendungen derselben. Ber. d.d. bot. Gesellsch. Bd. XXVIII. 1910. Heft V, p. 147.

Bokorny wrongly asserts for the *Crassulaceae*. On the other hand Czapek believes, that they can occur in the cell-sap and in the cytoplasm as, inter alia, may be the case in the leaf of *Echeveria*.

In 1897 an interesting investigation by Overton [1]) was published. He experimented on *Spirogyra* with ammonia, amines, caffeine, pyridine, quinoline, piperidine, and alkaloids. He has no doubt at all that the precipitates which are found in the cell-sap are compounds of tannin with the above substances. He describes in detail the phenomena which are brought about by solutions of caffeine of different strength, namely, when successively stronger or weaker solutions are added. In explanation it is said that the compound of tannin and caffeine are in a condition of hydrolytic dissociation.

Shortly before the appearance of Czapek's publication quoted above I [2]) made a preliminary communication on the demonstration of tannin in the living plant and on its physiological significance. While searching for a method of studying the physiological significance of tannin in Spirogyra my attention was also drawn to antipyrine and caffeine, substances which had not then been used for that purpose.

Like Overton I described the precipitates as tannin precipitates and have never for a moment thought of regarding them as protein precipitates. All the results were in agreement with the view that they were tannin

[1]) E. Overton, Ueber die osmotischen Eigenschaften der Zellen in ihrer Bedeutung für die Toxikologie und Pharmakologie. Zeitschr. f. Physikal Chemie XXII. Bd. 1897, p. 189.

[2]) C. van Wisselingh, Over het aantoonen van looistof in de levende plant en over hare physiologische beteekenis. Verslagen der Koninkl. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam, Maart 1910. On the tests for tannin in the living plant and on the physiological significance of tannin. These Proc. XII, p. 685.

precipitates. In the paper referred to above I drew attention to the fact that they were earlier described erroneously by Loew and Bokorny as protein precipitates. To this these authors [1]) soon replied.

In connection with the various views on the chemical nature of intravital precipitates, I have further considered whether protein might occur in them and subsequently performed some experiments on *Spirogyra maxima (Hass.)* Wittr. which in my opinion render much more certain the view that the precipitates contain no protein, than was already the case. It follows moreover from these experiments that the precipitates occur in the cell-sap and not in the cytoplasm. I will first explain this point.

Bokorny [2]) assumes that in *Spirogyra* proteosomes are formed in the cytoplasm as well as in the cell-sap. He thinks he has furnished proof of this by combining the formation of proteosomes with abnormal plasmolysis.

He placed *Spirogyra* in a mixture of equal parts of a 10 % solution of potassium nitrate and a 0.1 % solution of caffeine. After the action proteosomes were observed in the cytoplasm as well as in the contracted vacuole. Klemm [3]) agrees with Bokorny with respect to the localisation of the precipitate in *Spirogyra*. Klemm first allowed the precipitate to occur and then plasmolysed.

When Bokorny [4]) first brought about abnormal plasmolysis with a 10 % solution of potassium nitrate and subsequently allowed basic substances to act, he found only

---

[1]) O. Loew and Th. Bokorny, Aktives Eiweiss und Tannin in Pflanzenzellen. l.c.

[2]) Th. Bokorny, Neue Untersuchungen über den Vorgang der Silberabscheidung durch actives Albumin. l. c. p. 206

[3]) P. Klemm, Beitrag zur Erforschung der Aggregationsvorgänge in lebenden Pflanzenzellen. l. c. p. 407.

[4]) Th. Bokorny, Ueber die Einwirkung basischer Stoffe auf das lebende Protoplasma. l. c. p. 209.

proteosomes in the contracted vacuole and explains this by assuming that on the death of the protoplasm the active protein is changed into passive and that then no more proteosomes can be formed, so that a vital reaction in given no longer.

Without considering this explanation for the present, I content myself with pointing out that, when the above experiments are repeated, careful observation already shows that so far as the localisation of the precipitate is concerned, Bokorny's view, accepted by Klemm, is incorrect.

When first abnormal phasmolysis is produced with a 10 % solution of potassium nitrate and this is followed by application of a 10 % solution of potassium nitrate which contains in addition 1 % antipyrine or 0.1 % caffeine or if a rod with ammonia is then held above the preparation, precipitation takes place exclusively in the contracted vacuole. If the reagents are allowed to act simultaneously or in reverse order, i.e. if the precipitation is first produced by the antipyrine or caffeine solution and followed by abnormal plasmolysis, then it is seen that the contraction of the vacuole is accompanied by continued expulsion of the precipitate which is surrounded by cytoplasm. If the whole process is not followed under the microscope, but if the final result alone is observed, then it is easy to imagine that precipitation has also taken place in the cytoplasm and thus to draw an erroneous conclusion, as did Bokorny.

As already mentioned, some investigators have obtained all possible protein reactions with the intravital precipitates, whilst others have only got negative results. I may remark that protein reactions at our disposal are in general not sensitive as microchemical reactions. When these reactions, namely, the test with sugar and sulphuric acid, the biuret test, Millon's test and the nitric acid test, are tried on minute pieces of coagulated egg-white, the various colorations can indeed be easily seen, but yet it is noticed that

most of the reactions can have no great value for microscopic investigation. With Millon's reaction, and the nitric acid and biuret tests the colour with very thin pieces of egg-white is very faint.

With a minute object such as the protoplast of *Spirogyra* which in addition to protein contains also other substances, little is to be expected from the three last-mentioned reactions. In accordance with this I did not obtain favourable results, but the reaction with sugar and sulphuric acid yielded better ones. The objects were left in a sugar solution for some time and then sulphuric acid was allowed to flow in. I used a mixture of 9 parts by weight of concentrated sulphuric acid and one part by weight of water, therefore sulphuric acid of $85^1/_2$ $^0/_0$. This mixture has a much smaller carbonising action on the sugar than concentrated sulphuric acid and is therefore to be preferred. With small pieces of egg-white the reaction is very striking. At first the colour is red (compare Klincksieck et Valette, Code des Coleurs, 1908, N^0. 16 and 21), sometimes with a very weak violet tint, then pure red (Kl. et V. N^0. 41) and afterwards orange-red (Kl. et V. N^0. 51). With very thin pieces the colour is still observable. The reaction is also very suitable for microchemical use. In *Spirogyra* the protoplasts are coloured a distinct light red, the nucleus with the nucleolus and the pyrenoids are darker.

At this point I mention a reaction which is indeed not a real protein reaction, but which may sometimes serve for the indirect microchemical demonstration of protein, namely, the test with tannin and iodine in potassium iodide solution. In botanical papers I have found it stated that iodine in potassium iodide solution gives a precipitate with a tannin solution and can be used to demonstrate tannin microscopically. I have not been able to confirm this and it is moreover in conflict with what is generally stated in chemical handbooks, namely, that a tannin solution is

coloured violet by means of an iodine solution such as iodine in potassium iodide. Of course care must be taken that the violet colour is not masked by the addition of much iodine. In chemical books I have found no mention of a precipitate.

When hide-powder or pieces of egg-white are brought into contact with a tannin solution, washed with water after some time and then treated with iodine in potassium iodide solution, they usually show a dirty brown colour; after repeated washing with water a fine violet colour (Kl. et V. 591, 596) appears, however.

This reaction can also be applied to *Spirogyra*, but in this case the tannin solution is unnecessary, because *Spirogyra* itself contains tannin in solution in its cell-sap. The filaments of *Spirogyra* are warmed to 60° in water. They are then killed, the tannin leaves the vacuole and partly combines with the protein of the protoplast. If the filaments are now treated with iodine in potassium iodide solution and afterwards washed with distilled water until the iodine reaction of the starch disappears, it is then found that those parts of the protoplast which are rich in protein, are coloured violet. The nuclei with the nucleoli are finely coloured, the pyrenoids more faintly.

I have been no more able to find protein in the intravital precipitates with caffeine, antipyrine and ammonium carbonate than were Af Klercker, Klemm and Czapek; neither when te precipitates with caffeine and antipyrine had been treated according to Bokorny's [1]) method with $^1/_{10}$ % ammonia and had thus become insoluble.

Nor have I been able to obtain a protein reaction when the precipitates were some weeks old and had become insoluble. *Spirogyra* can, it should be noted, remain alive for several weeks in a 1 % antipyrine-solution and in a

---

[1]) Th. Bokorny, Zur Kenntnis des Cytoplasmas. l.c. p. 106.

0.1 % caffeine-solution. At first the precipitates aggregate and form globules; gradually their solubility diminishes. When the filaments are then transferred into water, the globules leave vesicles behind, which have disappeared after some days. After a few weeks the globules seem altogether insoluble. In dead cells brown globules are found, which are also insoluble in water. Neither the globules nor their insoluble residues gave even a protein reaction with sugar and sulphuric acid, whilst the protoplast became distinctly coloured red. On the other hand the globules gave tannin reactions.

It is remarkable that Loew and Bokorny [1]), who have repeatedly insisted on the protein nature of the precipitates, assert in one of their latest publications that the colour-reactions for protein substances, such as that of Millon and the biuret reaction, are not the most important protein tests, although they formerly relied on these. Now they prefer coagulation by rise of temperature, by alcohol and by acids.

I treated *Spirogyra*-filaments, with precipitates produced by 1 % solution of caffeine, by Bokorny's method with a saturated caffeine solution containing 20 % alcohol or I exposed the filaments for a short time to the action of 10 % nitric acid or warmed them to 60° in a 1 % solution of caffeine. In the first two cases I observed solution, in the last case coalescence. The results by no means proved the protein nature, as is especially evident from the following experiments.

When I mixed 1 % solutions of gallnut- or of *Spirogyra*-tannin with an equal quantity of a 1 % caffeine-solution and heated the mixture to 60° or added 10 % nitric acid, the precipitate which was formed underwent a modification.

[1]) O. Loew und Th. Bokorny. Aktives Eiweiss und Tannin in Pflanzenzellen. l.c.

It agglutinated more or less and a portion had clearly become much less soluble in water, so that after some days in an excess of water there was still a considerable resinous residue undissolved. It is possible that Loew and Bokorny succeeded by heating and by the action of nitric acid to transform part of the precipitate in the cells into an insoluble modification, but this is by no means a proof of its protein nature.

Loew and Bokorny [1]) declare the formation of protosomes with ammonium carbonate, antipyrine and caffeine to be a true vital reaction. They say that when the cells are dead, formation of protosomes can no longer take place, because the active protein has become passive. I shall proceed to show how, starting from dead material, precipitates can be produced with antipyrine, caffeine and other basic substances, which completely agree with those observed in living material.

That in dead cells of *Spirogyra* no precipitates occur with the above basic substances, is simply due to the fact that the dead protoplast and the cell-wall allow the tannin to escape. A portion of the tannin gets outside the cell and another portion enters into combination with the protein-substances present in the cell. It is specially fixed in the nuclei and the pyrenoids. Now antipyrine, caffeine and other basic substances can obviously no longer cause any precipitate in the vacuole.

It can be proved as follows that in dead *Spirogyra* part of the tannin passes out. Pieces of *Spirogyra*-filaments are placed between slide and cover-slip in a 1 % solution of egg-white or in a ½ % gelatin or glue solution. These colloids do not penetrate into the cells and cannot therefore form any precipitate with the tannin of the cell-sap. When

[1]) O. Loew and Th. Bokorny, Ueber das Verhalten von Pflanzenzellen zu stark verdünnter alkalischer Silberlösung. Bot. Centralbl. Bd. XXXVIII. p. 614.

carefully heated above a micro-flame, the cells are successively killed. The tannin passes through the protoplasmic layer and cell-wall and forms a precipitate in the egg-white-, gelatin- or glue-solution. On careful heating the precipitate lies immediately against the *Spirogyra*-filament. The cells which are still alive are not surrounded by a precipitate. It can be established by using solutions of ferric salts, and other tannin reagents, that the precipitate formed outside the filament is a tannin precipitate.

When *Spirogyra* has been slowly heated in water to 60° in a test-tube placed in a water-bath, it dies. In this case much tannin usually combines with the protein present in the protoplast and only a little leaves the cell. When a large quantity of *Spirogyra* was heated to 60° in very little water, the liquid sometimes gave after filtration only a very weak tannin reaction with ferric salts, whilst the nuclei and pyrenoids always gave a distinct reaction. The nuclei and pyrenoids also gave a distinct tannin reaction with iodine in potassium iodide solution. When sufficiently washed out with water they show a fine red violet coloration.

When starting with dead material, it is desired to produce with antipyrine, caffeine and other basic substances precipitates which agree with those occurring in living cells, the following method may be adopted. A number of *Spirogyra*-filaments are taken, washed out with distilled water, which is allowed to drip off as much as possible and then they are heated to 60°, dried as well as possible by means of gentle pressure between filter-paper, and extracted 2 or 3 times with a mixture of 4 parts of ether and 1 part of alcohol, such as is used in the extraction of tannin from gallnuts; the fluid obtained is filtered and evaporated in a vacuum. The residue, which resembles gallnut-tannin, is dissolved in a little distilled water and filtered. We thus obtain a solution, which gives all the possible tannin reactions, with ferric salts, potassium bichro-

mate, egg-white and gelatin solutions, caffeine, antipyrine etc.

The precipitates with antipyrine and caffeine solutions, with pyridine and quinoline-vapour, and other basic substances completely resemble those occurring in living cells: little spheres or globules which show Brownian movement and gradually aggregate to larger masses, which on the addition of water dissolve and behave towards reagents as tannin precipitates, all of which completely resembles what we observe in living cells.

From the above experiments it is evident that what Loew and Bokorny take to be reactions of active protein are in reality none other than reactions of tannin and the proteosomes none other than precipitates of different basic substances with tannin. It is further evident that after death these precipitates can be as distinctly produced as in living cells and can therefore hardly be called vital reactions.

The question what substances the precipitates can contain in addition to tannin-compounds is more difficult to answer than it was to demonstrate the tannin character of the precipitates in living cells. That other substances may be present in the precipitates, is already clear from observations on cells containing red colouring matter as well as tannin in solution in the cell-sap. The precipitates take up the red colouring-matter and large red-coloured spheres finally arise through the aggregation of many globules.

The question whether the intravital precipitates can contain protein will now be dealt with. As already stated Pfeffer [1]) assumes that the precipitate which is produced in *Spirogyra* by ammonium carbonate, consists of protein and tannin, which, according to him, both occur in solution in the cell-sap. The acids present in the cell-sap are

[1]) l. c. p. 239

supposed to prevent the precipitation of the protein by the tannin. When these acids are neutralised a protein-tannin precipitate is produced according to Pfeffer.

Pfeffer thinks that the formation of the precipitate in *Spirogyra* must be explained otherwise than the precipitation of tannin by ammonium carbonate, because in *Spirogyra* filaments a precipitate occurs with ammonium-carbonate at greater dilution than in solutions of tannin. Af Klercker [1]) has erroneously considered this observation incorrect. I have indeed found it to be correct and I have also come to the conclusion that organic acids can entirely or partly prevent the precipitation of protein and gelatin by tannin.

On the other hand, in order to explain his observations Pfeffer assumes various factors, without proving their existence, whilst he takes no account of other existing factors. In the first place Pfeffer ought to have considered whether the tannin in *Spirogyra* is really identical with gallnut-tannin. It is quite possible that the tannin in *Spirogyra* is a different chemical body from gallnut-tannin and behaves rather differently towards ammonium-carbonate. Then Pfeffer has failed to demonstrate the presence of organic acids in the cell-sap. Also he has not proved the presence of protein in the precipitate and moreover he has not investigated whether the formation of the precipitate may be influenced by other substances.

As to the first point, I have found that gallnut-tannin and *Spirogyra*-tannin in general behave similarly towards reagents and solvents. Also a solution of ammonium-carbonate must be more concentrated in order to produce in a solution of Spirogyra-tannin a precipitate than is necessary to produce it in the living cells of *Spirogyra*. The first point may therefore be left.

It is otherwise with the presence of acids in the cell-sap.

---

[1]) l. c. p. 37 ff.

When *Spirogyra* is washed out and then disintegrated, the mass has a faint acid reaction to litmus paper but a solution of gallnut-tannin and of *Spirogyra*-tannin are likewise acid. A suitable microchemical method for demonstrating free acids in the cell-sap, does not appear to exist. No value can be attached to Loew and Bokorny's[1]) method. They lay filaments of *Spirogyra* in a potassium iodide solution and seeing that no iodine is set free, they infer the absence of free acid in the cell-sap. The liberation of iodine by free acid cannot be explained chemically, for although dilute acids might set free hydriodic acid from potassium iodide, they cannot liberate iodine.

I attempted to demonstrate free acid in the living cells of *Spirogyra* as follows. I placed *Spirogyra* in a solution of potassium iodide (0.1 %) and of potassium iodate (0.025 %), but no separation of iodine by free acid was indicated ($5KI + KIO_3 + 6HCl \rightarrow 6KCl + 6I + 3H_2O$).

On heating *Spirogyra* for some time in a 0.1 % solution of citric acid, before placing it in the solution of potassium iodide and iodate a very faint blue colour in the starch and faint violet coloration of the nuclei was to be seen; the latter had taken up tannin from the cell-sap, for in the meantime the cells had perished. This result points to light absorption of citric acid and separation of iodine by this acid. The method seems to yield useful results and probably in the first experiment iodine would also have been liberated, in case *Spirogyra* contained free acid.

It should be noted that *Spirogyra* is very sensitive to dilute solutions of organic acids. In a 0.1 % solution of citric acid, tartaric acid, malic acid, quinic acid, it quickly dies.

On these grounds it is very improbable that *Spirogyra*

[1]) O. Loew and Th. Bokorny, Ueber das Vorkommen von activem Albumin im Zellsaft und dessen Ausscheidung in Körnchen durch Basen. l. c.

contains so much acid that protein and tannin should be able to appear together in soluble form in the cell-sap. The experiments which I am about to describe, also show that Pfeffer has incorrectly interpreted his observations.

Whilst with many reagents it is quite easy to demonstrate tannin in the cell-sap of *Spirogyra* because the cell-wall and protoplasm are permeable to these reagents, the most important tannin-reagents, namely, those which belong to the protein group cannot permeate. For this reason I heated *Spirogyra* in egg-white-, gelatin- or glue-solutions.

On the death of the protoplasts the tannin passes through the protoplasmic layer and the cell-wall and a precipitate is formed outside' the cell. If, instead of allowing the tannin to pass out, a little protein solution could be introduced into the cell-sap which contains the tannin and if we could investigate the result, this would go a long way in my opinion towards solving the problem of whether in the cell-sap protein exists in solution as well as tannin. Should the cell-sap remain clear, one might be able to assume that the cell-sap was of such composition as to contain dissolved tannin and protein side by side. If, on the other hand, a small amount of protein-solution produced a precipitate, then this might be taken to exclude the simultaneous presence of the two substances.

I will proceed to explain how I succeeded in introducing a protein-solution into the cell-sap, causing a precipitate which on closer investigation was found to be a compound of tannin and protein.

As I [1]) have previously described, the cytoplasm in *Spirogyra* possesses an alveolar structure. The hyaloplasm forms the walls of the alveoli, which are filled with a watery solution. By the action of reagents the structure

---

[1]) C. van Wisselingh, Zur Physiologie der *Spirogyra*zelle. Beitr. zum Botan. Centralblatt. Bd. XXIV (1908). Abt. I. S. 190 ff.

is destroyed without the immediate onset of death. Often the hyaloplasm is seen to form a wall, which separates different portions of the contents. If abnormal plasmolysis is produced with, for example, 10 % potassium-nitrate solution then the hyaloplasm forms a wall round the contracted vacuole.

As I [1]) have previously stated, it may not be assumed that this wall is a special organ and accurately represents that part of the protoplast which in the cell constitutes the lining of the vacuole.

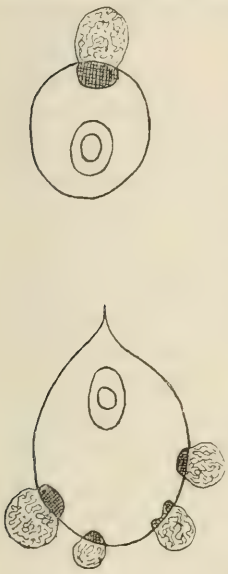
If dilute chloral-hydrate or phenol solutions act on the living cells, other phenomena are again observed [2]). Cytoplasm collects round the nucleus and, taking up water, forms a vesicle whose wall again consists of hyaloplasm and whose content except for the nucleus is chiefly an aqueous solution. Smaller vesicles are formed on the suspensory threads.

If instead of the last mentioned solutions a 5 % solution of ether (5 parts by weight of ether and 95 parts by weight of distilled water or ditch water) is used, then the death of the protoplasts is accompanied by the following phenomena. Cytoplasm flows towards the nucleus and collects there; the suspensory-threads are detached and are taken up by the protoplasmic mass, which has a granular appearance; round the nucleus a vesicle forms, which lies quite free in the cell-sap. The wall of the vesicle is again composed of a hyaloplasmic layer; the nucleus is seen lying inside the vesicle and between the protoplasmic wall of the vesicle and the nucleus there is an aqueous solution, in which some granules can be distinguished. The protoplasmic wall is at first fluid and

[1]) l. c. p. 185 ff and 192 ff.

[2]) C. van Wisselingh, Untersuchungen über *Spirogyra*. Botan. Zeiting. 1902. Heft VI. S. 121 ff.

stretched. When the protoplast dies, this changes; the protoplasmic-wall becomes rigid and often acquires folds and creases. The nuclear-wall also, which is stretched as long as the protoplast lives, contracts irregularly. By the walls different fluids are at first separated; this also is changed by death. When the nuclear wall contracts, we may assume that its content comes into contact with that of the vesicle, but this is not accompanied by any noticeable phenomenon. It is otherwise when the content of the vesicle and the cell-sap come into contact. This takes place at one or more points on the circumference of the visicle. At these points precipitates are produced, but it cannot be seen whether at first small openings or tears occur in the vesicle. It is often possible to distinguish two parts in the precipitates: the one is compact and seems to lie within the vesicle; the other is looser and occurs outside the wall of the latter.



Vesicles round the nucleus with precipitates of protein and tannin.

When the precipitates are investigated with reagents, they are found to consist of protein and tannin. With sugar-solution and $85^1/_2\,^0/_0$ sulphuric acid they become very distinctly red, especially the more compact portion; after treatment with iodine in potassium iodide solution and washing out with water they show a reddish violet colour. With ferric acetate they become blue-black, with potassium bichromate brownish-red.

From these results I think the following conclusions may be deduced. The vesicle contains a solution of protein, which is derived from the cytoplasm and probably occurs

there in soluble condition in the alveolar fluid. When the protein-solution and the cell-sap containing tannin come into contact with each other, the above mentioned precipitates are formed, from which it follows, in my opinion, that in addition to tannin protein in solution cannot be present in the cell-sap. They would at once form an insoluble compound with each other. It is thus impossible that, as Loew and Bokorny assume, the precipitates, which are formed in the cell-sap by basic substances, are protein-precipitates or, as Pfeffer assumes, precipitates of protein and tannin.

In reality they are tannin precipitates. Although the possibility is not excluded that other substances are sometimes present in small quantity, experimental investigation yields the proof, that there can be absolutely no thought of protein-substances in the first place,

Tannin and protein are separated in the living cells in a remarkable manner. Tannin in solution occurs in the cell-sap; proteins can be demonstrated in the nucleus, the chromatophores and the cytoplasm. They are either solid, as for example, the pyrenoids of the chromatophores or dissolved, as in the cytoplasm. The nucleoli which contain a viscous substance, in which the two nucleolus-threads lie [1]) give specially clear protein-reactions.

There still remains the question why a solution of ammonium-carbonate which causes a precipitate in the cell-sap of *Spirogyra*, may be much more dilute than that which produces a precipitate in a solution of gallnut-tannin or of Spirogyra-tannin.

It is obvious that in the water in which *Spirogyra* grows and also in the cell-sap salts are present and I have on this account traced the influence of various salts

[1]) C. van Wisselingh, Ueber den Nucleolus von *Spirogyra*. Bot. Zeit. 1898, p. 202. — Ueber abnormale Kernteilung, l. c. 1903, p. 217.

on the precipitation of gallnut- and *Spirogyra*-tannin by ammonium carbonate. I found that precipitation is favoured by salts; expecially is this the case with calcium salts. The formation of a precipitate in the cell-sap at greater dilution of ammonium carbonate is therefore readily explicable.

Intravital precipitates can in many case also be brought about by aniline dyes. Pfeffer [1]) has described this in detail. In particular he recommended methylene-blue which gradually produces a precipitate in the living cells of *Spirogyra* with a very dilute solution.

In Pfeffer's [2]) opinion the tannin is completely precipitated as a methylene-blue compound. The precipitate is also supposed to contain protein. When the solution of methylene-blue is sufficiently dilute, the precipitation is regarded as innocuous to the vital processes. The explanation which Pfeffer gives of the phenomenon he has observed is incorrect, whilst he greatly overestimates the value of the results obtainable by his method.

Pfeffer [3]) writes: "In allen Fällen werden also Methylenblau und andere Farbstoffe wertvolle Reagentien sein, mit deren Hülfe, ohne Schädigung, Aufschlüsse über Vorkommen und Verteilung gewisser Körper in der Zelle zu erhalten sind. Mit solcher vielseitig ausnutzbaren Methode lässt sich unter richtiger Erwägung nach vielen Richtungen hin eine Kontrole des jeweiligen Zustandes des Zellsaftes und der Veränderungen dieses im Laufe der Entwicklung erreichen."

Pfeffer frequently writes of the harmlessness of his method to life. As a proof of this he cites for instance

---

[1]) l. c.

[2]) l. c. p. 183 and 218.

[3]) l. c. p. 191.

the growth of *Spirogyra*-filaments. In two cases this amounted in four days to 12 and 26 %. I must here remark that Pfeffer has made no comparative experiments. If the rate of growth of *Spirogyra* cells in ditch water is studied, it is seen to be much greater. After two days the increase in length in 14 cases was found to be 25 to 75 % and after four days in 18 other cases 40 to 75 %. From Pfeffer's results it is therefore clear that dilute solutions of methylene-blue also are harmful.

My own experiments on *Spirogyra* maxima with methylene-blue (methylene-blue pro usu interno, the hydrochloride), indicated that it was very harmful. In a solution of 1 part in 10000 parts of ditch-water all the cells perished in one day. In solution of 1 part in 500.000 parts of ditchwater or Knopp's fluid many dead cells were seen after one day and in a solution prepared with distilled water of the same strength the number of dead cells was still greater. No growth was observed. The poisonous action of methylene-blue is the reason why there can be no question of "Kontrole des jeweiligen Zustandes des Zellsaftes und der Veränderungen dieses im Laufe der Entwicklung", as Pfeffer imagines.

It has been already demonstrated above that the cell-sap of *Spirogyra* contains no dissolved protein. The precipitate with methylene-blue cannot therefore as Pfeffer believes contain protein. In his opinion the precipitate is actually a compound of tannin with methylene-blue, which cannot be brought into agreement with the fact that solutions of methylene-blue, even stronger than those used by Pfeffer remain clear with solutions of gallnut- and *Spirogyra*-tannin. This is not explained by Pfeffer.

It is noteworthy that when *Spirogyra* is placed in a dilute methylene-blue solution (1 in 500,000) there is no gradual formation of a precipitate which is coloured blue from the beginning, but there is first a colourless or al-

most colourless precipitate and that this is then gradually coloured a deeper and deeper blue. Of this Pfeffer makes no mention.

On examination of the precipitate with reagents tannin reactions could be obtained, for example, the black coloration with ferric acetate. It may therefore be assumed that tannin is precipitated. The quantity of the precipitate even in *Spirogyras* with much tannin was however, small compared with other tannin precipitates.

Hence I doubted whether the tannin is completely precipitated. After one day I could not, indeed, demonstrate any tannin in the cell-sap in addition to the precipitate, but it seems that the cells may lose tannin by exosmosis. For when, for example, pieces of *Spirogyra*-filaments were placed in a dilute solution of methylene-blue, containing $^1/_2$ $^0/_0$ gelatin, a precipitate was formed outside the cells and between the layers of the cell-wall which separated from each other. The precipitate was a compound of gelatin with tannin and became coloured black with ferric acetate. I cannot therefore venture to assume with Pfeffer, that a complete precipitation of tannin takes place in the cell-sap.

It seems to me that various factors play their part in the production of the precipitate. In the first place the harmful action of the methylene-blue, of causing great modifications in the organism. Further the presence of salts appear to assist the formation of precipitate. In a solution of one part of methylene-blue in 500.000 parts of distilled water the phenomenon was not so clear as in a solution of the same strength made with ditch-water or Knopp's fluid. A number of experiments in test tubes with methylene-blue, salts, gallnut- and *Spirogyra*-tannin led to the conclusion that the appearance of a precipitate is not only affected bij the presence of salts but that also atmospheric oxygen comes into play and finally, that me-

thylene-blue itself has no precipitating action, but that in one way or another a tannin precipitate is formed which gradually takes up more and more of the dye. How the precipitate is produced I cannot definitely say, but its formation does certainly not depend on a simple precipitation of tannin by methylene-blue, as Pfeffer assumes.

Die Entwicklung des weiblichen Geschlechts-Apparats bei Theobroma Cacao

von

J. KUIJPER.

Als ich die Absicht hatte die Biologie und Bestäubung der *Cacao*blüten zu studieren, schien es mir erwünscht zuerst festzustellen, wie sich der weibliche Geschlechtsapparat entwickle. Es bestand ja allerdings immer die Möglichkeit, dass schon hier abnorme Zustände auftraten, z. B. dass bei einem Teil der Blüten Degeneration vorkäme. Es hat sich aber gezeigt, dass diese Entwicklung ziemlich normal verläuft, aber dennoch scheint es mir wünschenswert darüber zu berichten weil nach meinem Wissen noch niemals etwas darüber mitgeteilt worden ist.

Ich benutzte Material von verschiedenen *Cacao*-varietäten aus dem botanischen Garten in Paramaribo (Holländisch-Guyana), meistens Forasterosorten, die unter sich keine Unterschiede in der Samenknospenentwicklung aufwiesen. Das Material wurde fixiert in Alkohol-Essigsäure ($^3/_4$ absoluter Alkohol, $^1/_4$ Eisessig); bei älteren Stadien, z. B. bei etwas geschwollenen Fruchtknoten empfiehlt es sich die Epidermis anzuschneiden, weil die Fixierungs-flüssigkeit sonst schwer eindringt, was wohl die Folge von der Anwesenheit grosser Mengen Schleims sein mag. Ich fand, dass die Kernteilungen im Nucellus und in der Wurzelspitze beide am häufigsten sind während zwei Perioden: nämlich Morgens zwischen $7^1/_2$ und $8^1/_2$ und am Mittag zwischen 12 und 1 Uhr.

Zum Färben wurde Heidenhains Hämatoxylin in der

üblichen Zusammenstellung gebraucht. Immer wurde in Paraffin eingebettet.

Wenn man Querschnitte durch den Fruchtknoten herstellt, trifft man wenigstens in der Mitte eine Anzahl Samenknospen genau in der Längsrichtung; die oberen und unteren werden aber zumal bei älteren Stadien in den Richtungen, wie sie eben laufen, getroffen.

Anlage des Archespors. In den jüngsten Stadien, die ich beobachtete, liegen schon zwei Zellschichten über der Archesporzelle. Es ist aber ziemlich deutlich, dass sie hypodermal angelegt ist, wie Betrachtung der Figur 1 zeigt.

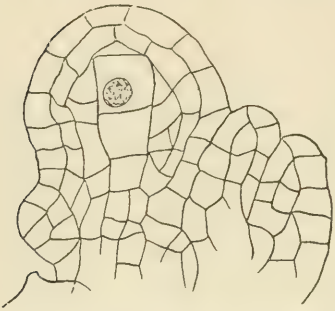


Fig. 1. Archesporzelle in der sehr jungen Samenknospe. Vergr. 740.

Die Integumente sind in diesem Stadium noch ganz kleine Höcker und die Samenknospe ist noch nicht umgebogen. Durch aufeinanderfolgende Teilungen senkt sich die Zelle so zu sagen tiefer in das Gewebe ein; im Augenblick der allotypischen Teilung wird sie meistens von 4 oder 5 Zellreihen bedeckt. Man erkennt meistens deutlich, dass sie an der Spitze einer axilen Zellreihe liegt. Bisweilen findet man zwei solche axile Zellreihen neben einander und augenscheinlich zwei gleich entwickelte Archesporzellen, von denen sich nur eine weiter entwickelt. Figur 2 zeigt sehr schön zwei Archesporzellen, ungefähr in demselben Entwicklungsstadium. Die linke Zelle hat einen Kern, der sich ganz dunkel

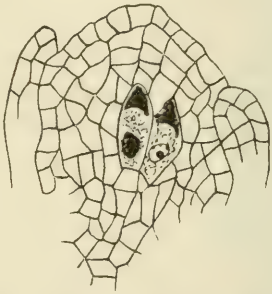


Fig. 2. Zwei Archesporzellen, der linke Kern degeneriert. Vergr. 400.

gefärbt hat, wahrscheinlich hat die Degeneration schon angefangen.

Entwicklung der Integumente. In diesem Stadium hat sich die Samenknospe schon ziemlich weit umgebogen. Das äussere Integument ist nur an der Aussenseite entwickelt und überragt dort das innere. Die Aussenseite des äusseren Integuments und die Innenseite des inneren entwickeln sich ungefähr gleich schnell; wenn der Embryosack fertig ist, umgeben diese beiden den Nucellus und bilden die Micropyle. Wenn sich der Embryosack dann streckt und vergrössert, fängt die Aussenseite des inneren Integuments an zu wachsen während das äussere Integument zu degenerieren anfängt. Es wird zusammengepresst gegen das Endocarp und seine Zellen enthalten anscheinend weniger

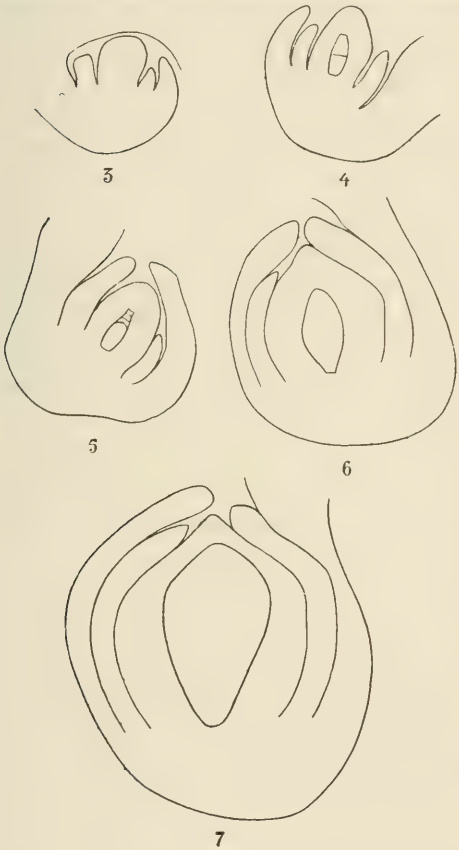


Fig. 3. Samenknospe mit Archesporzelle; Fig. 4. „ „ 2 Tochterzellen; Fig. 5. „ „ Enkelzellen; Fig. 6. „ „ vollständigem Embryosack; Fig. 7. Samenknospe mit ausgewachsenem Embryosack. Sämtliche Zeichnungen 156 × vergrössert.

Plasma: so dass jetzt das innere Integument an Stelle des äusseren den Nucellus umgiebt. Noch später färbt sich das äussere Integument tiefschwarz, woraus sich schliessen lässt dass es wahrscheinlich später ganz degeneriert. Die Figuren 3—7 zeigen die Entwicklungsweise der Samenknospe.

Teilungen des Archespors. Wenn das Archespor sich zu teilen anfängt, haben die Integumente sich noch nicht geschlossen; der Scheitel des Nucellus ragt frei hervor. Ich beobachtete den Vorgang der Reductionsteilung an mehreren Objekten, im Ganzen an 10 Fruchtknoten, und in jeder Schnittserie fand sich eine grosse Anzahl Teilungen.

Der ganze Vorgang scheint sich regelmässig ab zu wickeln; während der Synapsis zieht sich das Chromatin an der einen Seite zusammen; das Spirem legt sich in grossen Schlingen um den Nucleolus herum; im Spiremfaden sieht man deutlich die dunkleren Chromatinmassen mit hellergefärbten Partien sich abwechseln. Am meisten fand ich das postsynaptische Stadium, während die Kernmembran noch anwesend und die Doppelchromosomen noch nicht genau in einer Platte angeordnet waren. Der Nucleolus war meistens noch sichtbar. Die darauffolgenden Vorgänge scheinen sich sehr schnell zu vollziehen, denn in dem nächsten Stadium zeigten sich schon die Tochterkerne, verbunden durch die Kerntonne. Es liess sich feststellen, dass die haploïde Chromosomenzahl 8 war. Zur Kontrolle habe ich alsdann die diploïde Zahl an Wurzelspitzen fest zu stellen versucht; aus vielen Präparaten konnte ich diese auf 16 bestimmen. (Fig. 8—9).

Die Chromosomenzahl für *Theobroma Cacao* ist also sechzehn.

Die Tochterzellen bilden darauf bald vier Enkelzellen; dabei scheint es mir, dass manchmal die Teilung der obersten Zelle ausbleibt, und sich also nur drei Enkelzellen bilden. Die unterste entwickelt sich zum Embryosack; die übrigen

degenerieren allmählig, aber zeigen sich noch einige Zeit als eine Kappe über dem Embryosack (Fig. 10—12).

Der Embryosack. Während der jetzt folgenden Teilungen fängt der Embryosack an sich zu strecken, und wenn das 4-kernige Stadium erreicht ist, hat er schon die definitive Form, allein noch nicht die endgültige Grösse (Fig. 13—14). Die Kerne des 2-kernigen Stadiums rücken nach beiden Polen vor; die nächstfolgenden Teilungsfiguren stehen wahrscheinlich senkrecht zur Längsachse, denn die 4 Kerne liegen links und rechts von der Längsachse.

Im 8-kernigen Stadium treten die Polkerne an beiden Enden deutlich hervor; sie fangen an sich einander zu nähern, während die Antipoden schon in Degeneration begriffen sind. In dem vollständig entwickelten Embryosack findet man am Chalazaende nur eine sich stark färbende Plasmamasse, in welcher sich dann und wann ein Kern beobachten lässt.

Die Form des Ganzen hat sich inzwischen noch ein weinig geändert; der Embryosack ist in der Mitte breiter, an den Enden spitzer geworden. Er ist birnförmig.

Am Mikropyleende befindet sich der grosse Eikern und die kleinern Synergiden; an die Unterseite der Eizelle stösst der Polkern an, der oft deutlich seine Doppelnatur zeigt. Der Embryosack ist meistens sehr plasmareich (Fig. 15—16).

Die grosse Menge der abgefallenen Blüten zeigt auch dieses Bild, es gelang mir nicht einen bestimmten Unterschied in dem Zustand der Säcke in abgefallenen und nicht abgefallenen Blüten zu finden. Ich glaube also nicht, dass das Abfallen irgend etwas mit unvollständiger Entwicklung dieser Blüten zu tun hat. Es scheint mir allein, als trennten sich auch in ältern Stadien noch viele Blüten vom Baume, denn man findet auch in den von Boden aufgelesenen Blüten weiter ausgewachsene Samenknospen.

Erst nach dem eben beschriebenen Stadium fängt die stärkste Streckung des Embryosackes an sich zu vollziehen.

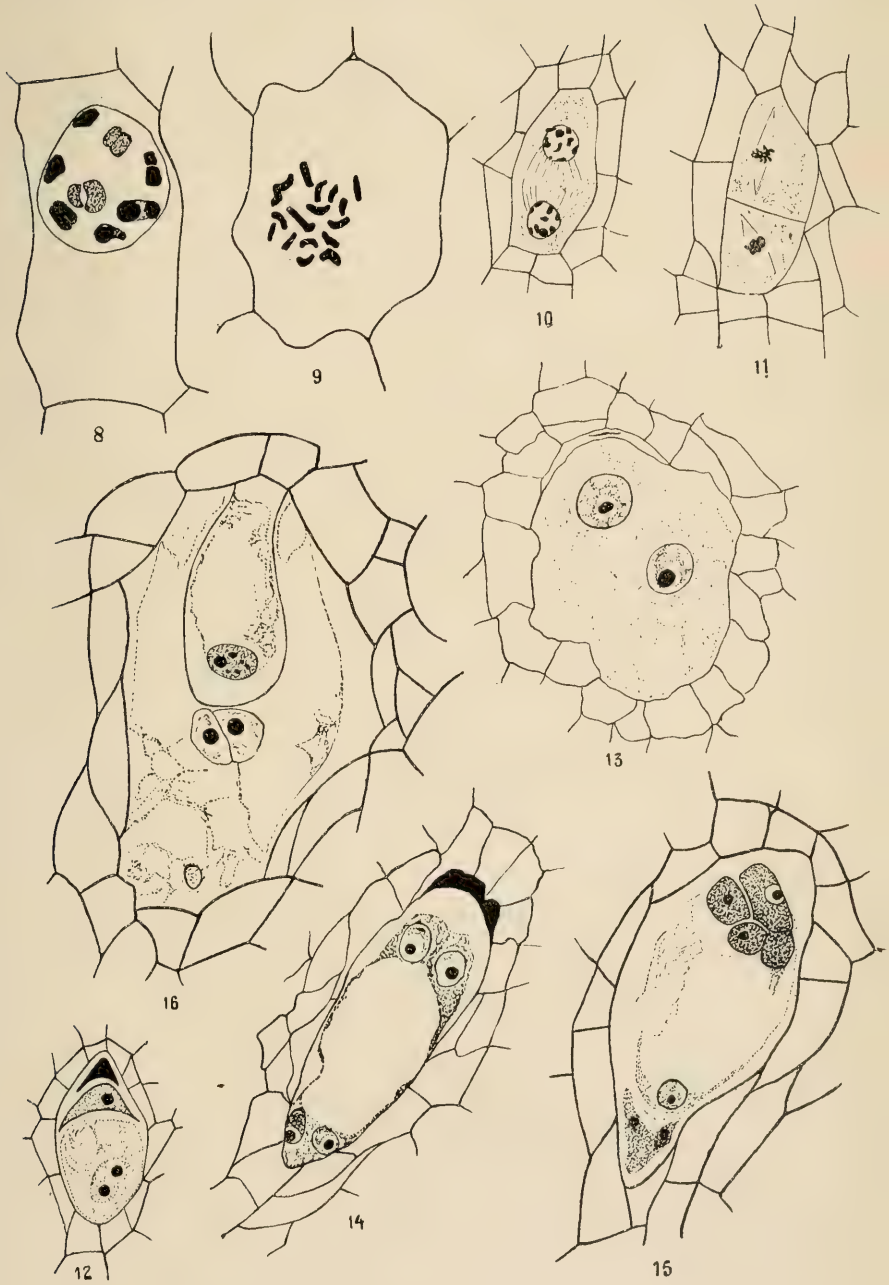
Über die Form des Nucellus ist noch zu bemerken, dass er ganz spitz geworden ist und bis zur Aussenseite der Integumente sich erstreckt, also die Mikropyle ganz ausfüllt (Fig. 7).

Jetzt ist der Augenblick da, in dem die Befruchtung statt finden sollte. Ich habe diesen Vorgang nicht gut studieren können, weil es mir wegen meiner Abreise aus Surinam an Zeit mangelte, die betreffenden Stadien in Schnittserien zu zerlegen.

Nach den schon durchgenommenen Bildern glaube ich schliessen zu können, dass oft eine vorläufige Endospermbildung eintritt, ohne Embryobildung. In der Mehrzahl der Fälle beobachtet man an der Stelle des Eikernes eine degenerierte Masse. Zu gleicher Zeit vergrössert sich der Nucellus stark, so dass man den Eindruck bekommt, dass etwas wie Parthenokarpie statt findet, da ich das Eindringen des Pollenschlauchs niemals deutlich beobachten konnte.

In Schnittserien konnte ich bis 10 Kerne im Wandbeleg eines Embryosackes zählen. Mit dieser Entwicklung scheint folgende Erscheinung immer verbunden zu sein: das Integument wächst schneller als der Nucellus, folglich liegt es ganz frei um den Nucellus herum. Die derart gebildeten grossen Embryosäcke sind plasmaarm.

In den Fällen wo ich meinte Spuren des Pollenschlauches zu beobachten, war der Inhalt des Sackes viel plasmareicher und war die Eizelle besser erhalten als in den oben beschriebenen. Von den schon geschwollenen Fruchtknoten und sehr jungen Früchten fällt immer ein grosser Teil ab; sind das vielleicht nicht befruchtete Exemplare? Ich wage es nicht die Frage zu bejahen; ich stelle sie nur. Die Degenerationserscheinungen in meinen Präparaten von ausgewachsenen Samenknospen deuten unzweifelhaft in diese Richtung. Wie ich schon im Anfang hervorhob, ist das Ziel dieser Arbeit nur einige von mir vorläufig fest-



J. Kuijper, del.

gestellte Tatsachen einem Jeden zugänglich zu machen; Vollständigkeit beanspruche ich nicht.

Noch eins möchte ich hinzufügen. Auch Herr Dr. von Faber in Buitenzorg meint auf Grund seiner Untersuchungen über Befruchtung bei *Cacao*, dass Parthenokarpie statt finde, wie er mitteilte auf der ersten Versammlung der Ost-Indischen Versuchsstations-Botaniker.

Paramaribo, August 1913.

— —

FIGURENERKLÄRUNG.

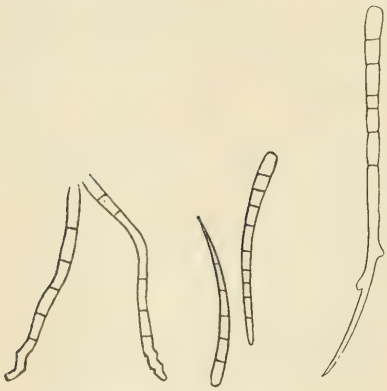
Fig.	8.	Vergr.	2075.	Allotypische Teilung des Archesporkernes. Doppelchromosomen nach Beendigung der Synapsis. Die heller gefärbten Chromosomenpaare waren bei tieferer Einstellung sichtbar.
„	9.	„	2075.	Kernplatte aus der Wurzelspitze.
„	10.	„	920.	Bildung der Tochterkerne des Archespors.
„	11.	„	920.	Homöotypische Kernteilung.
„	12.	„	920.	Embryosackzelle mit degenerierten Enkelzellen.
„	13.	„	920.	Zweikerniger Embryosack.
„	14.	„	920.	Vierkerniger Embryosack.
„	15.	„	920.	Achtkerniger Embryosack. Die Kerne am Chalaza-Ende sind schon in Degeneration begriffen.
„	16.	„	920.	Vollständiger Embryosack. Neben der Eizelle sind die Reste der Synergiden sichtbar. Die zwei Polkerne sind noch nicht ganz verschmolzen; von den Antipoden sind nur noch Reste da.

Notizen über einige Pflanzenkrankheiten erregende Pilze Surinams.

von

J. KUIJPER.

Cercospora coffeicola, Berk and Cooke (Fig. 1—3). Dieser Pilz wurde von mir beobachtet auf Blättern von *Coffea stenophylla*, *C. stenophylla hybrida*, *C. arabica* und deren Varietäten, *C. abeocuta* und von *Robusta*-Kaffee und überdies auf den Beeren von *Coffea arabica*. Die von ihm verursachten Blattflecken sind schon eingehend von Noack beschrieben; dieser Autor hat auch die Erkrankung der Beeren wahrgenommen.



Cercospora coffeicola.
Fig. 1. Konidiënträger an einem feuchten Standort entstanden. Fig. 2. Kurze Konidien. Fig. 3. Lange Konidien.
Fig. 1—2. Vergr. 234. Fig. 3. Verg 266.

Die Beeren werden oft vom Pilz angegriffen, wenn sie schon fast ihre volle Grösse erreicht haben; zuerst entwickeln sich hell braune, bronzefarbige Flecken, welche allmählich dunkler werden bis sie rötlich-braun sind. Gleichzeitig schrumpft die Haut ein wenig zusammen; die Beeren vertrocknen und der Samen wird nicht reif. Schliesslich fallen sie ab.

Die Krankheit wurde mit gutem Erfolge bekämpft durch Bespritzung mit 2 % Bordeaux Brühe.

Noack erwähnt schon die Identität mit *Ramularia Goeldiana*, die auch von Göldi selber anerkannt wurde.

In 1904 hat Zimmermann in Amani einen Pilz gefunden, den er *Cercospora coffeae* genannt hat, wegen kleiner Unterschiede mit *C. coffeicola*. Delacroix meint, dass kein Grund vorliege die zwei Arten mit verschiedenen Namen zu benennen, und ich bin völlig mit ihm einverstanden.

Es scheint mir gut noch einmal eine Beschreibung zu geben nach dem grossen lebendigen Material, dass mir zur Verfügung stand, damit es deutlich hervortrete, dass die Charaktere der beiden Pilze in dem Meinigen vereinigt vorkommen. Die Fruktifikationen traten an den Blattflecken an beiden Seiten hervor, doch meistens an der Unterseite. Ich habe beobachtet, dass während der Regenzeit mehr Fruchtkörper an der Oberseite hervorbrechen; besonders die Feuchtigkeit der Atmosphäre hat einen grossen Einfluss auf die Ausbildung der Lufthyphen und der Konidien.

Die aus den Spaltöffnungen hervortretenden Hyphen bilden ein kleines Knäuel, auf dem sich die Konidienträger erheben. In der trocknen Saison sind diese kurz und wenig septiert, in der feuchten länger und mehrzellig.

Die Länge wechselt je nach der Saison von 50 bis. 160 μ. Die kürzeren stimmen mehr mit den Noackschen überein; die längeren mehr mit den Zeichnungen Zimmermanns. Die Konidien selbst sind auch sehr verschieden; man findet kürzere, 50—100 μ lang mit wenigen Scheidewänden, und längere, bis zu 150 μ, mit 8—10 Zellen. Oft sind sie bei den untersten Septen ein wenig eingeschnürt. Die längeren Konidien sehen wieder ganz und gar aus wie die in Amani gefundenen. Die Konidien sind hyalin, gelblich.

Noack fand die Fruktifikation meistens an der Oberseite, Zimmermann an der Unterseite. Auf den Beeren sind

die Träger ziemlich kurz, im Mittel 60 μ, 2 bis 3-zellig; die Konidien waren 130 μ lang.

Es zeigt sich also eine grosse Variabilität in den Maassen und ich meine, dass die von Zimmermann beobachtete Art ganz innerhalb der Grenzen der oben beschriebenen liegt.

Noack giebt für die Konidien folgende Maasse: Länge bis zu 170 μ, Breite 6 μ. Bei Zimmermann finde ich: Länge variierend zwischen 50 und 200 μ.

Die Form des hinteren Endes ist genau wie es von Zimmermann abgebildet ist; auch die Beschreibung der Blattflecken stimmt.

Die Pilze wurden an denselben Kaffee-Arten gefunden; ich meine, dass Unterscheidung von zwei Arten nur die Verwirrung, die schon in der Mykologie besteht, grösser machen würde.

Weil der Namen *coffeïcola* der älteste ist, möchte dieser für die beiden Pilze gewählt werden.

Mycosphaerella coffeae, Noack. Von Noack wurde dieser Pilz beschrieben; er gab wenigstens den Namen, doch sagt er, dass der Pilz identisch ist mit *Sphaerella coffeïcola*, Cooke.

Lindau meint, dass der Gattungsnamen *Mycosphaerella* vor zu ziehen ist vor *Sphaerella*; ich schliesse mich ihm an. Die Gattung soll also *Mycosphaerella* sein. Jetzt bleibt nur noch die Frage übrig ob es Gründe gäbe, die Arten zu unterscheiden. Ich glaube keine. Puttemans, Delacroix und Andere haben *Sph. coffeïcola* auf Blattflecken von *C. arabica* aus verschiedenen Gegenden Süd-Amerika's beobachtet. Mir standen Zeichnungen Puttemans zur Verfügung (in Delacroix); sie stimmen sehr gut überein mit den hierbei gefügten, die von mir nach lebendigem Material angefertigt wurden. Die Ascosporen waren bei Puttemans 25 μ lang und 4 μ breit; ich habe gemessen:

18—23 μ lang, 3—4 μ breit. Das stimmt also. Die Spindelform der Sporen, die Einschnürung bei der Scheidewand, die hellen Tropfen, alles stimmt genau. Noack giebt keine genaue Maasse an für die Perithecien; der Beschreibung nach sehen sie aus wie die Meinigen.

Fig. 4. Asci von Mycosphaerella coffeae. Vergr. 920.

Ich fand den Pilz auf Liberia-Kaffee. Die Flecken sind schwarzbräunlich, unregelmässig und zeigen keine Zonenstreifung. Das wird alles auch von Noack erwähnt.

Die von mir gemessenen Perithecien hatten ungefähr 50—55 μ Durchmesser; sie waren ziemlich kugelig, die Mündung ist ein wenig papillös ausgebildet; hier ist bisweilen die Höhe bis zu 75 μ. Noack nennt als Durchmesser 50 μ.

Die Asci stehen büschelig; die jungen welche ganz reif waren, hatten bisweilen eine Länge von 60 μ; sie waren dann also so gross, dass das Perithecium sie nicht mehr umschliessen könnte. Die Form ist breit und stumpf; sie haben einen verschmälerten, kurzen, stielartigen Fuss. Jedoch fand ich auch gut ausgebildete Asci, die nur 35 μ lang und 10 breit waren. Das stimmt schon viel besser überein mit Noack, der 22—25 μ 6—7 μ angiebt. Vielleicht hat Noack nur junges Material gesehen, und auch ist es möglich, dass verschiedenes Substrat die Differenzen hervorruft. Nur ein bestimmter Unterschied muss erwähnt werden; Noack giebt Zeichnungen mit stumpfen Sporen.

Die Tröpfchen sind aber auch hier vorhanden.

Da nun Noack selber die zwei Pilze identificiert; der von mir beobachtete bestimmt dieselben Charaktere als der Cooksche aufweist, und von dem von Noack nur durch

kleine Unterschiede abweicht, liegt kein Grund vor demselben einen neuen Namen zu geben.

Schliesslich sei erwähnt, dass der Pilz fast keinen Schaden verursacht; im allgemeinen werden die Flecken nur auf ältern Blättern gefunden.

Mycosphaerella eriodendri sp.n. (Fig. 5—7).

Auf jungen Pflänzchen von *Eriodendron anfractuosum*

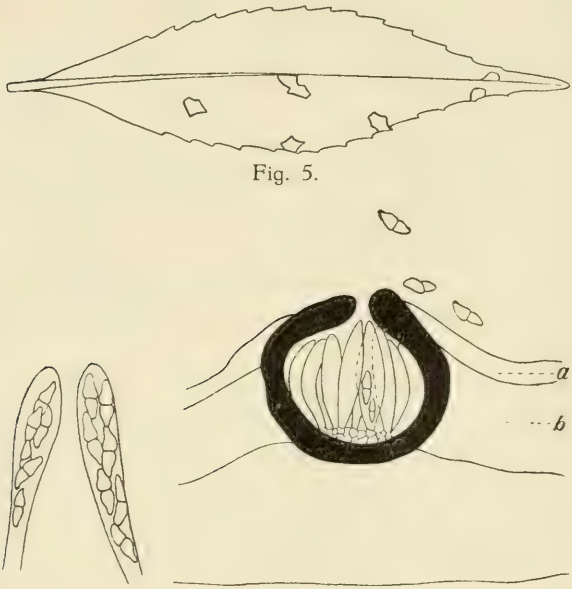


Fig. 5.

Fig. 6. Fig. 7.

Mycosphaerella eriodendri.

Fig. 5. Blattflecken in $^2/_3$ der natürlichen Grösse.

Fig. 6. Asci mit Sporen. Vergr. 400.

Fig. 7. Perithecium mit Asci und einigen Sporen. Vergr. 266. *a*. Epidermis. *b*. Palissaden-Parenchym.

beobachtete ich zum ersten Mal einen Pilz, der fast alle Blätter befallen hatte. Später sah ich dieselben Flecken auch an älteren Bäumen.

Die Flecken sind sehr charakteristisch, die Form ist

meistens eckig, was dadurch verursacht wird, dass sie immer durch die Adern des Blattes begrenzt werden. Bisweilen fliessen sie zusammen, sodass grössere, von sehr unregelmässiger Form entstehen. Das abgestorbene Gewebe ist blass gräulich und der Rand ist dunkelbraun, oft ein wenig rötlich.

Den Rand entlang findet man die Perithecien, die nur mit der Mündung an die Oberfläche kommen; die Epidermis ist ein wenig erhoben, aber nie tritt die Mündung über das Blattgewebe hervor.

Der Durchmesser der Perithecien ist von 75—100 μ. Sie sind gänzlich ausgefüllt von Asci, die langgereckt, oft ein weinig spindelförmig sind, 60—75 μ lang sind, 10—12 μ breit. Jeder Ascus enthält 8 Sporen, welche zweizellig sind, an der Scheidewand ein wenig eingeschnürt, leicht gelblich-braun gefärbt, an beiden Enden abgestumpft, 15—17 μ lang und 4—5 μ breit. Die Form ist unter der Spitze ein wenig eingeschnürt.

Die Lage der Perithecien im Gewebe, die zweizelligen, eingeschnürten Sporen, Abwesenheit von Paraphysen, weisen bestimmt auf die Gattung *Mycosphaerella* hin. Ich fand keine Art für *Eriodendron* erwähnt, sodass ich dem Pilz den Namen *eriodendri* gebe.

Lateinische Diagnose:

Mycosphaerella eriodendri n. sp. J. Kuijper. Maculae centro griseae, 3—4 mM. diam., margine atrobrunneo, forma irregulari, nervis folii limitatae. Perithecia epiphylla, non vel vix erumpentia, ostiolo rotundo, diam. 75—100 μ Asci plurimi gregarii elongati, saepe fusiformes, 65—75 μ · 10—12 μ, octospori. Sporidia flavobrunneola medio septata, loculis subaequalibus ad septum pauco constricta, versus apicem subabrupte leviter contracta, utrinque obtusa, 15—17 μ · 4—5 μ. Habitat in foliis vivis Eriodendri anfractuosi. Suriname 1913.

Leptosphaeria coffeïcola, Delacroix (Fig. 8—9). An *Robusta*-Kaffeebäumen wurde in Surinam eine Blattkrankheit beobachtet, die sehr charakteristisch für diese Kaffeeart ist. Wenn einige *Robusta*-exemplare in einer *Liberia*-Pflanzung stehen, wie dies auf einigen Plantagen der Fall ist, sind

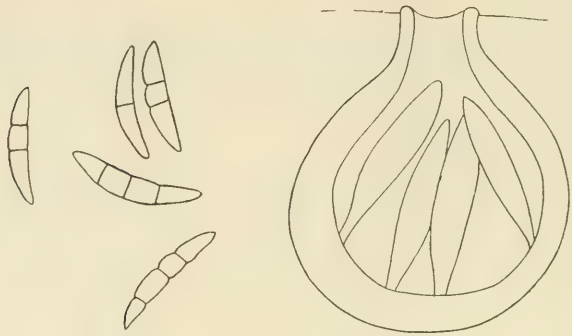


Fig. 8. Fig. 9.
Leptosphaeria coffeïcola.
Ascosporen. Vergr. 920. Perithecium mit Asci. Vergr. 614.

speziell diese Bäume von der Krankheit befallen, und gewöhnlich kann man sie schon aus der Ferne daran als Robusta erkennen, dass ein grosser Teil der Blätter braune Flecken zeigt. Die Flecken sind sehr unregelmässig gebildet; sie sehen aus als die, welche von Minierlarven verursacht werden. Das innere Parenchym ist von den Hyphen eines Pilzes ganz durchflochten, es vertrocknet und nur die obere und untere Epidermis bleiben übrig; wahrscheinlich, weil dort die Zellwände und speziell die Cuticula stärker ausgebildet sind.

In diesen Flecken fand ich immer die Perithecien eines Ascomyceten; bisweilen auch eine Phyllosticta, aber die Perithecien schienen mir ganz typisch zu sein. Ich glaube diesen Pilz für Ursache der Krankheit halten zu dürfen. Die Perithecien die an der Unterseite des Blattes wachsen, sind kugelig oder bisweilen länglich sackförmig, 70 μ in Durchmesser, schwarzbraun und treten mehr oder weniger

mit der Mündung über die Oberfläche des Blattes hervor; die jungen Exemplare sind dann und wann ganz von der Epidermis bedeckt, später werden sie frei. Die Epidermis ist ganz flach in der Nähe der Mündung; die Lage des Peritheciums deutet also schon auf eine Art der Gattung Leptosphaeria hin.

Die Asci stehen neben einander am Boden; sie sind spindelförmig, im reifen Zustande 31—33 μ lang, und haben 8 Sporen, die gelblich-braun gefärbt, spindelförmig und von drei Septen in vier Zellen geteilt sind. Eine Einschnürung konnte ich nicht beobachten; öfters waren die Sporen ein wenig gekrümmt. Die durchschnittliche Länge war 15 μ. Auch diese Charaktere gehören alle der Gattung Leptosphaeria an; Paraphysen allein waren ziemlich undeutlich; wenigstens sah ich in den reifen Perithecien nur eine undeutlich gestreifte Masse als wären sie zusammengeflossen.

Die mikroskopischen Bilder stimmen genau überein mit einer von Delacroix gegebenen Beschreibung von *Leptosphaeria coffeïcola*. Um sie leichter vergleichen zu können, gebe ich hier eine Abschrift davon:

Perithèces épiphylles, épars, petits, percés d'un fauve foncé au microscope, noirs à la loupe. Asci octospores, paraphyses filiformes, diffluentes etc. Spores droites ou peu courbées, fusoïdes, triseptées, non ou à peine contractées aux cloisons, jaune fauve, dimensions 16 à 20 μ — 3 à 4 μ.

Die Übereinstimmung ist, wie man sehen kann, ganz überraschend, weshalb ich die Pilze identifiziere.

BENUTZTE LITTERATUR.

G. Delacroix, Les maladies des plantes cultivées dans les pays chauds.

F. G. Kohl, Untersuchungen über die von Stilbella

flavida hervorgerufenen Kaffeekrankheit, Tropenpflanzer, Jahrg. VII, 1903, Beiheft S. 61.

F. Noack, Die Krankheiten des Kaffeebaumes in Brasilien, Zeitsch. f. Pflanzenkrankheiten, Band XI, S. 196.

A. Zimmermann, Berichte über Land- und Forstwirtschaft in Deutsch Ost-Afrika, Bd. II, S. 11.

VERZEICHNIS EINIGER IN SURINAM GEFUNDENEN PILZE.

Spaerotheca pannosa Lév. wird als Oïdiumform fast überall auf Rosen gefunden. Die meisten Rosen sind von Europa importirt worden.

Chaetomium globosum Kze. Ich fand den Pilz auf Papier, toten Zweigen und dergleichem Material, also rein saprophytisch.

Phyllosticta Theobromae d'Alm. et S. da Cam. Dieser Pilz bildet grosse, unregelmässige Flecken auf Cacaoblättern; es scheint mir, dass der Pilz keinen Schaden verursacht; nur ältere Blätter waren von ihm befallen.

Phyllosticta coffeïcola Delacr. Man findet diesen Pilz auf fast jeder Blattflecke von Liberia-Kaffee; er scheint mir ganz sekundärer Natur zu sein.

Ascochyta atropa bildet grosse, hellgraue Flecke auf den Blättern von *Phaseolus Mungo*, der in Surinam oft zu Gründungszwecken gebraucht wird.

Cercospora personata Eel. Befällt oft die Blätter von *Arachis hypogaea*. Zahlreiche schwarz-braune Flecken entwickeln sich auf diesen, so dass ein befallenes Feld dürr aussieht; fast das ganze Laub vertrocknet. Bespritzung mit Kupferkalkbrühe hilft oft sehr gut. Der Pilz scheint mir derselbe zu sein, der als Septogloeum Arachidis Rac. beschrieben ist. Meinem Material nach soll der Pilz zweifellos der Gattung *Cercospora* angehören.

Cercospora rosicola Pass. Gefunden an aus Europa importirten Rosen. Die Blattflecken sind schwarzviolett.

Atractium flammeum Berk und Rav. Dieser Pilz wird als Konidienform der *Sphaerostilbe coccophila* betrachtet; ich fand sie oft auf Läusen an Blättern und Zweigen von *Castilla*.

Cercospora viticola Sacc. habe ich oft gefunden auf Blättern und Beeren der Reben. Die Blattflecken sind kupferrot; die Flecken auf den Beeren zeigen einigermassen eine Streifung; ich fand dort die Fruktifikationen in grösserer Menge.

Die Erklärung einer scheinbaren Ausnahme der Mendelschen Spaltungsregel

von

TINE TAMMES.

Aus dem Botanischen Laboratorium der Universität Groningen.

Bei den Bastardierungsuntersuchungen der letzten Jahre sind mehrere Fälle beobachtet worden, wo das in der zweiten Generation auftretende Zahlenverhältnis der verschiedenen Formen nicht übereinstimmt mit dem nach der Mendelschen Regel zu erwartenden. Darunter gibt es sehr viele, wobei kein Grund vorliegt anzunehmen, dass die Regel nicht geltend sei und in der Mehrzahl dieser Fälle hat man dann auch die Ursachen der Abweichung nachweisen können. Dabei hat sich ergeben, dass diese Ursachen zweierlei Art sind. Erstens kann es sich handeln um Abweichungen, welche nur auftreten infolge von Fehlern oder unrichtigen Vorstellungen des Beobachters. Zweitens gibt es Fälle in welchen die Ursachen der Abweichungen in der Pflanze selbst liegen. Zu den ersteren gehören hauptsächlich die folgenden.

1. Es ist möglich, dass die Abweichung auftritt infolge einer zu geringen Anzahl von Beobachtungen.

2. Der Untersucher hat eine unrichtige Vorstellung von der Anzahl der Faktoren, welche den Unterschied zwischen den beiden P-Formen bedingt, so dass das von ihm erwartete Zahlenverhältnis falsch ist.

3. Es handelt sich um Merkmale, welche bei den verschiedenen Individuen nicht an demselben Zeitpunkt wahrzunehmen sind. Ist in diesem Falle die Zeit der Beobachtung zu kurz, so bekommt man unrichtige Resultate.

4. Der Beobachter hat infolge einer bedeutenden fluktuierenden Variabilität der Merkmale die verschiedenen Phaenotypen nicht genügend scharf trennen können.

In den folgenden Fällen liegt die Ursache der Abweichung in der Pflanze selbst.

1. Es werden weniger Gameten einer bestimmten Art gebildet als sein sollte. Die Abweichung tritt also schon bei der Bildung der Geschlechtszellen auf.

2. Die Vereinigung bestimmter Gametenarten erfolgt schwieriger als diejenige anderer; die Abweichung tritt dann bei der Befruchtung auf.

3. Bestimmte Gametenkombinationen sind weniger lebensfähig als andere. Demzufolge sterben junge Individuen ab ehe das Merkmal beobachtet werden kann.

4. Die verschiedenen Gene können miteinander gekoppelt sein, oder dieselben können einander abstossen.

Von mehreren der hier genannten Erscheinungen sind Fälle bekannt. Baur [1]) und besonders Plate [2]) geben in ihren Lehrbüchern eine Übersicht derselben.

Der Fall, welchen ich hier mitzuteilen wünsche, gehört zur zweiten Gruppe, bei welcher die Ursache der Abweichung in der Pflanze selbst liegt. Welche diese Ursache ist, wird aus dem folgenden hervorgehen.

Die Erscheinung trat auf bei der Kreuzung einer weiss- und einer blaublühenden Varietät von *Linum usitatissimum* und bezieht sich auf die Blütenfarbe. Der blaublühende Biotypus war eine aus Ägypten stammenden Varietät, schon früher von mir beschrieben [3]) und

---

[1]) E. Baur, Vererbungslehre. 1911, S. 116.

[2]) L. Plate, Vererbungslehre. 1913, S. 194.

[3]) Der Flachsstengel, eine statistisch anatomische Monographie. Verh. v. d. Holl. Maatsch d. Wetensch. Haarlem, Verz. 3, Deel VI, Stuk 4, 1907, S. 22.

Das Verhalten fluktuierend variierender Merkmale bei der Bastardierung. Rec. d. Trav. bot. Néerl. Vol. 8, 1911, S. 206.

ägyptischer Lein genannt. Die Samen der Varietät mit weissen Blüten wurde von Herren Vilmorin-Andrieux in Paris erhalten. Für die Untersuchungen wurden von beiden Biotypen reine Linien benutzt und in den Jahren 1908 und 1911 wurden die reziproken Kreuzungen ausgeführt. Die Anzahl der Kreuzungen betrug im ganzen 20, die erste Generation bestand aus 30 Pflanzen, welche alle blaue Blüten zeigten. In verschiedenen Jahren wurden mehrere Kulturen der zweiten, dritten und vierten Generation gezüchtet. Die folgende Tabelle gibt eine Übersicht der Beobachtungen für die beiden reziproken Kreuzungen zusammen, weil diese miteinander übereinstimmen. Die zweite Generation wurde durch gewisse Umstände nicht zum ersten Male im Jahre 1910, sondern im Jahre 1911 kultiviert.

	Weiss.	Blau.	Verhältnis pro 4 Indiv.	Abweichung.
F_2 1911	134	482	0.871 : 3.129	∓ 0.129
„ 1912	146	481	0.931 : 3.069	∓ 0.069
„ 1913	18	87	0.686 : 3.314	∓ 0.314
„ 1913	69	291	0.767 : 3.233	∓ 0.233
„ 1913	9	39	0.750 : 3.250	∓ 0.250
„ 1913	14	44	0.966 : 3.034	∓ 0.034
„ 1913	34	130	0.829 : 3.171	∓ 0.171
F_3 1912	113	493	0.745 : 3.255	∓ 0.255
„ 1913	91	311	0.905 : 3.095	∓ 0.095
F_4 1913	172	748	0.748 : 3.252	∓ 0.252
Summe	800	3106	0.819 : 3.181	∓ 0.181

In der zweiten und dritten vertikalen Spalte ist die Anzahl der weiss- und die Anzahl der blaublühenden Pflanzen in jeder Kultur angegeben. Hieraus ergibt sich,

dass das Zahlenverhältnis der beiden Gruppen mehr oder weniger vom Verhältnis 1 : 3 abweicht.

Um die Grösse der Abweichung anzudeuten ist für jede einzelne Kultur und auch für alle Kulturen zusammen das Verhältnis pro 4 Individuen berechnet. Die erhaltenen Zahlen sind in der vierten Spalte angegeben und in der darauf folgenden die Abweichungen von diesen mit dem theoretischen Verhältnis 1 : 3.

An zweiter Stelle zeigt die Tabelle, dass die Abweichung in allen Fällen nach derselben Richtung liegt. Stets ist die Anzahl der weissblühenden Pflanzen geringer als nach der Theorie erwartet werden muss, oder wie man es auch auffassen kann, die Anzahl der blaublühenden grösser. Weil aber hier der erste Fall vorliegt, wie später sich ergeben wird, werde ich im folgenden die Abweichung als ein Defizit an weissblühenden Pflanzen andeuten.

Weiter geht aus der Tabelle hervor, dass die Abweichungen alle bedeutend sind, eine einzige kleinere Kultur ausgenommen. Für die gesamte Anzahl der Beobachtungen von 800 Weissen und 3106 Blauen beträgt die für diese Zahlen berechnete Abweichung = 0.181. Für diese Anzahl ist der mittlere Fehler 0.027; die Abweichung ist also ungefähr 6.5 Mal grösser. Dieses beweist, dass die gefundene Abweichung vom theoretischen Zahlenverhältnis nicht dem Zufall zugeschrieben werden kann, sondern dass ein gewisser Grund dafür vorhanden sein muss.

Es ist nun die Frage welche Ursache hier vorliegt. Von den vier oben genannten Ursachen, welche die Folge von Fehlern oder unrichtigen Vorstellungen sind, können drei hier ausser Betrachtung bleiben. Erstens ist die Anzahl der Beobachtungen sehr gross, zweitens ist das Blühen aller Pflanzen wahrgenommen worden und drittens spielt die fluktuierende Variabilität hier keine Rolle. Es bleibt also nur übrig eine unrichtige Vorstellung von der Anzahl der Faktoren, welche den Unterschied der beiden

P-Formen bedingt. Es ist nämlich möglich, dass das zu erwartende Zahlenverhältnis nicht 1 : 3 sei, dass es sich somit nicht handelt um eine monohybride Kreuzung oder um eine polyhybride, welche sich als eine monohybride zeigt, sondern dass mehr als ein Faktor die blaue Blütenfarbe verursachen. Die Anzahl der Gameten, worin keine Faktoren für Blau vorkommen, wird dann verhältnismässig geringer sein und in der zweiten Generation entstehen relativ weniger weissblühende Pflanzen als bei monohybrider Kreuzung. Falls die Anzahl der Faktoren für Blau zwei beträgt, die jeder für sich die Blütenfarbe bedingen, wird das Verhältnis der Weissen und Blauen in F_2 1 : 15, während bei drei Faktoren für Blau das Verhältnis schon 1 : 63 wird. Diese Verhältnisse unterscheiden sich so sehr von dem gefundenen, dass die Ursache der Abweichung eine andere sein muss. Auch wenn man annimmt, dass die blaue Farbe von noch mehr Faktoren bedingt wird, welche einzeln oder in bestimmten Gruppen vereinigt dieselbe verursachen, bekommt man Verhältnisse, die gar nicht mit dem gefundenen übereinstimmen. Zwar würde man durch die Annahme einer sehr grossen Anzahl von Faktoren, welche nur in bestimmter Weise kombiniert blau geben, ein Verhältnis erhalten können, welche genügend mit dem wahrgenommenen übereinstimmt. Eine derartige Voraussetzung würde nur dann irgendwie Daseinsberechtigung haben, wenn die Erscheinung auf einem anderen Weg gar nicht erklärt werden könnte. Es ergab sich aber, dass es sich hier nicht handelt um verwickelte Faktorenverhältnisse, sondern dass es zwei andere Gründe gibt, welche zusammen das Defizit an weissblühenden Pflanzen verursachen.

Der erste bezieht sich auf die Keimungsfähigkeit der Samen. Zu wiederholten Malen hatte ich beobachtet, dass die Samen der weissblühenden Varietäten eine geringere Keimungsfähigkeit zeigen als die der blaublühenden,

d. h. von den ersteren keimt verhältnismässig eine geringere Anzahl. Auch bei den beiden Biotypen, welche ich kreuzte, kam dieser Unterschied vor. Die Samen des ägyptischen blauen Leins, welche ich zu meinen Versuchen benutzte, besassen eine sehr gute Keimungsfähigkeit; fast alle Samen gingen auf, wie aus den folgenden Zahlen hervorgeht. Von 706 Samen keimten und entwickelten sich weiter 701, es blieben also nur 0.71 % zurück. Der weissblühende Lein dagegen keimte schlecht und mehrere Keimpflanzen starben sehr früh ab. 682 Samen gaben 601 Pflanzen, das ist ein Verlust von 11.9 %. Die F_1-Pflanzen und die heterozygoten Pflanzen der folgenden Generationen nun bilden sowohl Samen die weissblühenden als auch Samen die blaublühenden Pflanzen geben werden. Bleibt von diesen Samen ein höherer Prozentsatz zurück als von den Samen des blaublühenden Leins so darf man wohl annehmen dass dieser Verlust fast ganz dadurch bedingt wird, dass Samen, die weissblühende Pflanzen geben würden, nicht keimen. Ich habe nicht für alle in der Tabelle angegebenen Kulturen von zusammen 3906 Pflanzen das Verhältnis der Anzahl der gesäten Samen und der Anzahl der daraus hervorgegangenen Pflanzen bestimmt, sondern nur für etwa die Hälfte. Dabei wurde gefunden, dass 1916 Samen 1858 Pflanzen gaben. Es waren also auf die 1858 erhaltenen Pflanzen 58 verloren gegangen. Das wird für die 3906 Pflanzen der gesamten Kulturen berechnet 122 betragen. Weil von diesen 3906 Pflanzen 3106 blau blühten und wie wir oben sahen bei der blaublühenden P-Form zu 701 erhaltenen Pflanzen 5 nicht gekeimte Samen gehören, können wir annehmen, dass von den 122 nicht gekeimten Samen 22 Samen, falls dieselben aufgegangen waren, blaublühende Pflanzen gegeben hätten und dass demzufolge aus 100 Samen weissblühende Pflanzen hervorgegangen sein

würden. Hierbei ist angenommen, dass die Heterozygoten sich wie die homozygotischen Blauen verhalten. Später komme ich auf diesen Punkt zurück.

Jetzt will ich untersuchen ob die gefundene Anzahl von 100 hinreicht um das ganze Defizit an weissblühenden Pflanzen zu erklären. Beobachtet wurden 3106 blaublühende Pflanzen, zu welchen 22 Samen gehören, die nicht keimten. Man kann also annehmen, dass von den Samen, welche gesät wurden, 3128 die Anlage für die blaue Blütenfarbe hatten. Theoretisch gehören hierzu $^1/_3$ dieser Anzahl, das ist $1042^2/_3$ oder rund 1043 Samen die weissblühende Pflanzen geben. Es sind aber nur 800 beobachtet worden. Das Defizit beträgt somit 243. Nun sahen wir, dass infolge der geringeren Keimungsfähigkeit der Samen 100 weissblühende Pflanzen fehlen sollen. Diese Anzahl ist aber viel geringer als das beobachtete Defizit, so viel geringer dass das abweichende Zahlenverhältnis nicht allein hierdurch erklärt werden kann; es muss noch eine andere Ursache vorhanden sein, welche in derselben Richtung wirkt.

Es gelang mir indertat diesen zweiten Grund für das Defizit an weissblühenden Pflanzen nachzuweisen. Derselbe steht im Zusammenhang mit der mittleren Zahl der Samen, welche in der Flachsfrucht gebildet wird. Das Maximum beträgt zehn Samen. Die mittlere Zahl ist aber ziemlich viel geringer, und bei den weissen Varietäten ist diese, wie ich zu wiederholten Malen beobachtete, im allgemeinen noch geringer als bei den blauen. Wenn nun in den Früchten der Heterozygoten, welche zugleich Samen für weiss- und für blaublühende Pflanzen enthalten, die mittlere Zahl der Samen geringer ist als bei der blauen P-Form, dann liegt es auf der Hand anzunehmen, dass dies verursacht wird dadurch, dass relativ weniger Samen für weissblühende Pflanzen gebildet sind. Diese

Samen werden eine Nachkommenschaft mit einem Defizit an weissblühenden Pflanzen geben.

Die Untersuchung war in diesem Falle aber nicht so einfach. Im Gegensatz zu dem Gesagten ergab sich, dass bei den gekreuzten Varietäten die Früchte des weissen Leins durchschnittlich sogar eine grössere Anzahl von Samen erhielten als diejenige des blauen ägyptischen Leins. In 330 Früchten des weissen Leins betrug die Anzahl der Samen 2412, das ist durchschnittlich 7.31, während 219 Früchte des ägyptischen Leins 824 Samen, das ist durchschnittlich 3.76 enthielten. In der weissen Varietät ist die mittlere Anzahl der Samen also fast zweimal so gross als in der blauen.

Nun sind aber die ägyptischen Samen viel grösser als die des weissen Leins und das Vergleichen verschiedener Varietäten hatte mir schon früher gelehrt, dass die mittlere Anzahl der Samen in der Frucht mit der Grösse der Samen eng zusammenhängt und zwar derart, dass bei Varietäten mit grossen Samen die mittlere Anzahl im allgemeinen geringer ist als bei denjenigen mit kleinen Samen. Es ist also möglich, dass im weissen Lein zwar eine Neigung vorhanden ist zur Bildung einer geringeren Anzahl von Samen als die mittlere Zahl des ägyptischen Leins, dass hiervon aber nichts merkbar ist, weil mit dem Unterschied in der Grösse der Samen der beiden Varietäten ein viel grösserer Unterschied in der Anzahl in entgegengesetztem Sinn gepaart ist. Um dies zu entscheiden, ist es also notwendig den Einfluss der Grösse zu beseitigen. Dieses nun ist im vorliegenden Fall indertat möglich.

Meine früheren Untersuchungen [1]) haben gelehrt, dass der Grössenunterschied der Samen des ägyptischen Leins

[1]) Das Verhalten fluktuierend variierender Merkmale bei der Bastardierung. Rec. d. Trav. bot. Néerl. Vol. 8, 1911, S. 212.

und des *Linum angustifolium* von mehreren Faktoren bedingt wird. Demzufolge entstehen in der zweiten Generation Formen, die sich in ihrer Samengrösse voneinander unterscheiden. Die Samengrösse der verschiedenen Formen variiert zwischen denjenigen der beiden P-Biotypen; die grösste Anzahl der Pflanzen von F_2 zeigt aber einen mittleren Typus. Das nämliche gilt für die Kreuzung zwischen dem ägyptischen und dem weissen Lein. Auch hier zeigt F_2, was die Grösse der Samen betrifft, eine ununterbrochene Formenreihe, worin die mittleren am stärksten vergegenwärtigt sind. Es war nun nicht schwer in F_2 und in F_3 eine gewisse Anzahl von Pflanzen zu finden, welche in ihrer Samengrösse miteinander übereinstimmten. Unter diesen befanden sich blaublühende die, wie sich aus der Untersuchung der Nachkommenschaft herausstellte, homozygot für die Blütenfarbe waren und in dieser Hinsicht somit mit der blauen P-Form übereinstimmten. Ebenfalls waren weissblühende Pflanzen dabei. Diese brauchten nicht weiter gezüchtet zu werden, weil dieselben nur weisse Nachkommen geben können. Bei diesen blaublühenden und weissblühenden Pflanzen war nun die Grösse der Samen die nämliche und dieselben könnten deshalb unabhängig davon in Bezug auf deren mittlere Samenanzahl verglichen werden.

Die Untersuchung dieser Pflanzen ergab das Folgende. 94 homozygotische blaublühende F_2- und F_3-Pflanzen enthielten in 1100 Früchten 6468 Samen, das ist durchschnittlich 5.88, und 71 weissblühende F_2- und F_3-Pflanzen gaben in 800 Früchten 4112 Samen, das ist durchschnittlich 5.14. Beide mittlere Werte liegen zwischen denjenigen der beiden P-Formen, im Zusammenhang mit der Grösse der Samen, welche ebenfalls intermediär ist. Aber zudem zeigt sich, dass diese weissblühenden Pflanzen indertat eine geringere mittlere Anzahl der Samen in den Früchten bilden als die blaublühenden und zwar 12.6 % von der

mittleren Anzahl der Blauen geringer. Dieser Unterschied kann, wenn man die grosse Anzahl der Beobachtungen in Betracht zieht, nicht dem Zufall zugeschrieben werden.

Hiermit ist ein zweiter Grund für das abweichende Zahlenverhältnis aufgefunden. Es ist jetzt die Frage wie gross das Defizit an weissblühenden Pflanzen ist das hierdurch erklärt werden kann.

Wie oben mitgeteilt wurde, konnten für die gesammten Kulturen theoretisch 1043 weissblühende Pflanzen erwartet werden. Der Unterschied in der mittleren Anzahl der Samen zwischen der weissen und der blauen Varietät betrug 12.6 % d. h. auf jede 100 Samen für weissblühende Pflanzen werden 12.6 % fehlen. Für 1043 Samen wird das 10.43 × 126 = 131 betragen, wodurch ein damit übereinstimmendes Defizit an weissblühenden Pflanzen entstehen wird.

Durch die beiden Ursachen zusammen kann also ein Defizit von 100 + 131 = 231 weissblühende Pflanzen erklärt werden. In der Wirklichkeit betrug das Defizit 243 Pflanzen. Der Unterschied zwischen diesen beiden Werten ist unbedeutend. Man darf es deshalb als bewiesen betrachten, dass erstens die geringere Keimungsfähigkeit der Samen und zweitens die geringere Samenanzahl in der Frucht der weissblühenden Varietäten die Ursachen des abweichenden Zahlenverhältnisses sind. Obgleich das Defizit noch nicht vollständig durch beide Ursachen zusammen gedeckt wird, glaube ich nicht, dass es nötig ist noch einen dritten Grund für das Ausbleiben von weissblühenden Pflanzen anzunehmen.

Im vorhergehenden ist bei allen Berechnungen angenommen, dass die heterozygotischen Blauen sich wie die Homozygoten verhalten. Ich wurde dazu geführt durch die Untersuchung der Nachkommenschaft der blauen F_2-Individuen. In normalen Fällen ist $^1/_3$ der blauen F_2-Pflanzen homozygotisch und $^2/_3$ heterozygotisch. Wenn

aber die Heterozygotie einen Einfluss ausübte, so würde das in der Anzahl der Samen und in ihrer Keimungs fähigkeit merkbar sein. Die hybriden Pflanzen würden dann im Verhältnis zu den Samen, welche homozygotisch für die blaue Blütenfarbe sind, eine geringere Anzahl von heterozygotischen Samen bilden und diese Samen würden überdies eine geringere Keimungsfähigkeit haben. Die Folge würde sein, dass in der folgenden Generation eine zu geringe Anzahl von heterozygotischen blaublühenden Pflanzen vorkämen, wie aus der Untersuchung der Nachkommenschaft hervorgehen würde. Diese Untersuchung nun ergab, dass von 43 F_2-Pflanzen 13 homozygotisch und 30 heterozygotisch waren. Anstatt eines Defizits an Heterozygoten ist ihre Anzahl sogar grösser als die theoretische. Obgleich die Zahlen nur klein sind, glaubte ich dennoch hieraus schliessen zu dürfen, dass die heterozygotischen Blauen sich wie die Homozygoten verhalten.

Ausser bei der besprochenen Kreuzung des blauen ägyptischen Leins mit dem weissen Lein beobachtete ich auch ein dergleiches abweichendes Zahlenverhältnis bei einigen anderen Kreuzungen von blau- und weissblühenden Biotypen. Bei der Kreuzung des obengenannten weissen Leins von Vilmorin mit dem gewöhnlichen in Holland angebauten blauen Lein wurden in F_2 318 weissblühende und 1312 blaublühende Pflanzen erhalten, das ist im Verhältnis von 0.78 : 3.22. Die hier beobachtete Abweichung von $\mp$ 0.22 ist noch etwas grösser als die, welche bei der vorigen Kreuzung gefunden wurde. Auch hier muss die Abweichung ein Defizit an weissblühenden Pflanzen sein, das durch beide obengenannte Ursachen bedingt wird. Dies ergab sich aus dem Folgenden. In 211 Früchten des gewöhnlichen blauen Leins betrug die Anzahl der Samen 1851, das ist durchschnittlich 8.78; während die mittlere Anzahl für den weissen Lein, wie

wir oben sahen, 7.31 betrug. Der blaue Lein hat also durchschnittlich eine etwas höhere Anzahl von Samen in der Frucht. Diese zwei Werte können unmittelbar verglichen werden, weil die Grösse der Samen ungefähr dieselbe ist. Im Zusammenhang hiermit liegt die mittlere Anzahl der Samen in den Früchten von F_1 zwischen beiden Werten und beträgt 8.38. In diesen Früchten sind also die Samen, welche weissblühende Pflanzen geben werden, in verhältnismässig etwas geringerer Anzahl gebildet als die Samen für blaublühende Pflanzen.

Auch die Keimungsfähigkeit zeigt den Unterschied, der ein Defizit an weissblühenden Pflanzen erklären kann, weil der gewöhnliche blaue Lein, der zu meinen Versuchen benutzt wurde, sehr gut keimt. Gleich wie beim ägyptischen blauen Lein bleibt weniger als 1 % zurück, während der weisse Lein, wie gesagt, einen Verlust von 11.9 % aufwies.

Ausser dem von Vilmorin stammenden weissen Lein wurde auch noch eine andere weisse Varietät mit den beiden genannten blauen Formen gekreuzt. Diese wurde als reine Linie gezüchtet aus einer in der niederländischen Provinz Friesland angebauten weissblühenden Varietät. Bei der Kreuzung dieses weissen mit dem ägyptischen blauen Lein wurden in F_2 60 weiss- und 214 blaublühende Pflanzen erhalten, das ist im Verhältnis von 0.876 : 3.124, mit einer Abweichung von $\mp$ 0.124.

Die Kreuzung des letztgenannten weissen Leins mit dem gewöhnlichen blauen Lein gab in F_2 30 weiss- und 104 blaublühende Individuen, ein Verhältnis von 0.895 : 3.105, mit einer Abweichung von $\mp$ 0.105.

In beiden Fällen ergab sich ein Defizit an weissblühenden Pflanzen in F_2. Obgleich die Anzahl der Beobachtungen nicht gross ist, so glaube ich dennoch schliessen zu dürfen, dass es sich hier um dieselbe Erscheinung infolge der

nämlichen Ursachen handelt, weil in Vergleichung mit den blaublühenden Varietäten auch diese weisse Form eine geringere mittlere Anzahl von Samen in der Frucht besitzt, während diese Samen zudem eine geringere Keimungsfähigkeit haben. Die Unterschiede sind aber nicht so gross wie für den von Vilmorin stammenden weissen Lein.

Es liegt nun die Frage nahe wodurch die Bildung einer geringeren Anzahl von Samen in der Frucht und die geringere Keimungsfähigkeit dieser Samen verursacht wird. Was die Anzahl der Samen betrifft, so ist es möglich, dass die Ursache in der Anzahl der gebildeten Gameten liegt. Normalerweise würden in F_1 ebensoviele Gameten entstehen, welchen der Faktor für die blaue Blütenfarbe fehlt als Gameten, welche diesen Faktor besitzen. Werden aber weniger Gameten gebildet welchen der Faktor fehlt, so werden nach der Befruchtung nicht nur eine relativ geringere Anzahl von homozygotischen Weissen gebildet, sondern ebenfalls eine geringere Anzahl von Heterozygoten, und F_2 wird ausser einem Defizit an Weissen auch ein Defizit an heterozygotischen Blauen haben müssen.

Wie ich zeigte, ist das nicht der Fall, es kommt kein Defizit an Heterozygoten vor. Die Ursache liegt also nicht in einer verschiedenen Anzahl der beiden Gametenarten und kann nur in Erscheinungen bei oder nach der Befruchtung gesucht werden. Es ist möglich, dass die Vereinigung von zwei Gameten, welche beide den Faktor für die blaue Blütenfarbe entbehren, schwieriger zustande kommt, so dass in einigen Fällen keine Befruchtung stattfindet. Oder auch ist es möglich, dass die beiden Gameten sich zwar vereinigen und eine Zygote bilden, aber dass der Embryo schon auf den ersten Stadien abstirbt. In beiden Fällen werden Samen, die weissblühende Pflanzen geben würden, fehlen. Eine der-

artige Erscheinung wurde van Correns [1]) beobachtet bei der Kreuzung von einem schwarzen Zuckermais, *Zea Mais* var. *coeruleodulcis* KcKe. und einem weissen Spitzkornmais „Popcorn" *Zea Mais* var. *leucoceras* Alef. Hierbei ergab sich ein Defizit an zuckerhaltigen Körnern. Correns zeigte durch Rückkreuzung des F_1-Bastardes mit dem Zuckermais, dass die Bildung einer ungleichen Anzahl der verschiedenartigen Gameten nicht die Ursache der Erscheinung war. Er schliesst deshalb, dass das Defizit entsteht, dadurch dass die Gametenkombination von zuckerhaltig mit zuckerhaltig weniger leicht zustande kommt.

Bei der Kreuzung der Leinvarietäten wird überdies ein Defizit verursacht durch die geringere Keimungsfähigkeit der Samen der weissblühenden Form. Die Samen keimen entweder gar nicht, der Embryo ist dann im Samen schon abgestorben, oder die Keimpflanzen sterben früh ab. Letzteres stimmt überein mit dem von Baur [2]) beobachteten Fall bei der Fortpflanzung von der Aurea-Varietät von *Antirrhinum majus*. Aus dieser Form, welche heterozygotisch ist, entstanden grüne und aurea Pflanzen im Verhältnis von 1 : 2, weil die zugleich gebildeten gelben Individuen als sehr junge Keimpflanzen abstarben.

Aus der geringeren Keimungsfähigkeit der Samen der weissen Leinvarietäten geht hervor, dass die Gametenkombination von weiss mit weiss weniger lebensfähig ist. Dies deutet darauf hin, dass sehr wahrscheinlich auch die geringere Anzahl der Samen ganz oder teilweise hierdurch verursacht wird. Ob auch Samen fehlen durch das vollständige Ausbleiben der Befruchtung, habe ich nicht

---

[1]) C. Correns, Scheinbare Ausnahmen von der Mendel'schen Spaltungsregel für Bastarde. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XX, 1902, S. 159.

[2]) E. Baur, Untersuchungen über die Erblichkeitsverhältnisse einer nur in Bastardform lebensfähigen Sippe von *Antirrhinum majus*. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 25, 1907, S. 442.

entscheiden können. Im allgemeinen kann man sagen, dass die zwei Erscheinungen, welche im vorhergehenden getrennt gehalten wurden, die geringere mittlere Anzahl der Samen in der Frucht und die geringere Keimungsfähigkeit nur die Folge einer einzigen Ursache sind, nämlich von der geringeren Lebensfähigheit der Gametenkombination von weiss mit weiss. Nur weil das Absterben einer gewissen Anzahl von Individuen infolge dieser Ursache auf verschiedenen Stadien der Entwicklung stattfinden kann, entstehen zwei für die Beobachtung getrennte Erscheinungen.

Schliesslich will ich noch einiges hinzufügen das aus den mitgeteilten Tatsachen hervorgeht. Es zeigt sich nämlich, dass die Anzahl der Samen in der Frucht und ihre Keimungsfähigkeit, also die Lebensfähigkeit der Gametenkombination, zusammenhängt mit der Farbe der Blüte von den Pflanzen aus diesen Samen hervorgegangen, das ist mit dem Vorhandensein oder Fehlen des Faktors für diese Farbe. Das etwaige Vorhandensein dieses Faktors steht sogar in einem engeren Zusammenhang mit der Anzahl der Samen und ihre Keimungsfähigkeit als die Beschaffenheit der Mutterpflanze, welche die Samen bildet. Denn in F_1 entstehen in derselben Pflanze, sogar in derselben Frucht Samen mit und Samen ohne den Faktor für die Blütenfarbe und dennoch ist die Keimungsfähigkeit und die relative Anzahl der letzteren geringer. Man ersieht hieraus, dass der Unterschied zwischen den blauen und den weissen Varietäten des Leins, was die Anzahl der Samen und die Keimungsfähigkeit derselben betrifft, nicht mit Unterschieden in Nahrungsverhältnissen zwischen den Pflanzen zusammenhängt, sondern nur mit dem Vorhandensein oder Fehlen eines Faktors für die Blütenfarbe in den Gameten.

Zusammenfassung der Resultate.

Bei der Kreuzung von weiss- und blaublühenden Varietäten von *Linum usitatissimum* treten in der zweiten und in den folgenden Generationen Zahlenverhältnisse der weiss- und blaublühenden Individuen auf, welche nicht mit den nach der Mendelschen Spaltungsregel zu erwartenden übereinstimmen.

In allen Fällen ergibt sich für das Verhältnis 1 : 3 ein Defizit an weissblühenden Pflanzen.

Dieses Defizit entsteht als Folge zweier Ursachen, welche in derselben Richtung wirken. 1. Die erste Generation und die Heterozygoten der folgenden Generationen bilden verhältnismässig eine zu geringe Anzahl von Samen, aus welchen weissblühende Pflanzen hervorgehen werden. 2. Die Keimungsfähigkeit der Samen, welche weissblühende Pflanzen geben werden, ist geringer als diejenige der Samen, für blaublühende Pflanzen.

Die geringere Anzahl der Samen, die weissblühende Pflanzen geben, und die geringere Keimungsfähigkeit dieser Samen sind beide die Folge der geringeren Lebensfähigkeit der Kombination zweier Gameten, welche jede den Faktor für die blaue Blütenfarbe entbehren.

Die Lebensfähigkeit der Gametenkombination und damit die mittlere Anzahl der Samen in der Frucht und die Keimungsfähigkeit der Samen stehen in einem engeren Zusammenhang mit dem Vorhandensein oder Fehlen des Faktors für die Blütenfarbe in den Gameten als mit der Beschaffenheit der Pflanze, welche die Samen bildet.

Groningen, am 9. Jan. 1914.

Tree-growth and meteorological factors

by

J. C. KAPTEYN.

Preface. The investigation contained in what follows has been made over 30 years ago. Its evident incompleteness has, up to the present, always withheld me from publishing my results in any of the scientific Journals. The only publicity given to them was that in some lectures held at various times before different audiences: in Groningen Febr. 1889, November or December 1900 and Febr. 1909; in Leeuwarden Jan. 1901, in Pasadena (California) in December 1908. The last lecture was printed *in extenso* in "the Pasadena Star" of 19 Dec. 1908. It is the reproduction of this lecture which I now venture to lay before the scientific public. With the exception of a couple of trifling changes I have adhered to the text of "the Star", but have now added at the end a few notes with numerical data, which cannot well be given in a popular lecture.

I do not, I think, overestimate the value of the results obtained, If I did, I would have published sooner. But I haven often thought that there might be in them matter for stimulating others to undertake this work in a more thorough way. Several botanists have confirmed me in this view. Still I could not well overcome my reluctance till, in June 1909, Prof. H. E. Douglas published a similar investigation in the Monthly Weather review. I then resolved to publish what I had, in some form or other, in the hope that my contribution might help that of Prof. Douglas in calling forth more fundamental work from

others. I hoped to do this in a more extensive and thorough way than it was done in my lectures and to add some materials about the period 1879 up to the present time. — Other work, however, has always made me delay this plan, so that finally I felt that nothing would ever come of the matter unless I resolved to publish just my lecture in Pasadena.

About the lecture itself I wish to make a few remarks.

1st. In expressing numerically the relation between wood-growth and rain, the most scientific way would have been to compute *correlation-coefficients*. Meanwhile I have on several occasions found that the real significance of this coefficient is very obscure even to biologists who are accustomed to express their results in this way. The cause of this lies undoubtedly in the fact that the coefficient had not been correctly defined. I have tried to remedy this defect myself (see Monthly Notices of the Royal Astron. Society, April 1912), but I have reason to think that the simple definition there given is not yet very widely known. This being the case I have preferred not to change anything in the way of expression adopted in the lecture and to retain it in the Notes. This way may be less scientific but it is more generally understood.

2nd. For the greater part of the lecture use has been made only of *part* of the wood collected. For the regions summarized in figs I—V *all* the trees measured were included. But I have not discussed the wood collected near Bonn and Wesel, in Holland, in Oldenburg and near the Baltic [1]). Of what was obtained from the neighbourhood of the Ems only one batch, that which shows the 12 year-period in such a remarkable way, was considered. The trees from these regions which were

[1]) An exception has been made for the investigation of the influence of temperature. See Note II.

measured are about equal in number to those discussed in the present paper, but they are mostly much younger. They show relatively little regularity. I suspect that most of this wood grew not in extensive forests, and that it is mainly in such forests, well situated in respect to subsoil-water supply that we must look for uniformity.

3d. Though the nature of the soil and the situation of the trees with respect to rivers etc. must be of greatest importance, my data about these points are very scanty. The cause is that most of my specimens were obtained from wood-merchants, who could not of course be expected to take particular interest in these matters. Even in a few cases there remained a doubt of a year about the date at which the trees have been cut down. Happily these cases are rare. By careful comparison with trees from the same neighbourhood about the date of which there is no doubt, they could usually be assigned without trouble to their proper epoch.

What informations I obtained (about the trees discussed in this paper) is embodied in the following summary:

(See pag. 73.)

4th. The results for the different trees were combined into normals in such a way that no tree would have a predominant influence. In order to reach this aim smaller weight was given to those trees of which the breadth of the ring is very considerable. Where the average growth of the same tree is markedly different for different periods of their life, these weights were correspondingly altered. Where for some larger period the breadth of the ring is exceedingly small, no good measures could be made at all. Together with the somewhat different year of cutting this accounts for the fact that sometimes the number of trees on which our normals rest is somewhat smaller in the later years than in the former. The numbers of trees which have contributed to our normals have

	Numb. of trees.	Place from whence obtained.	Winter in which cut down.	Soil.	Remarks.
Spessart	3	No. 1. ?	1878—'79	?	
		„ 2. Rothenbuch	id	red sandstone	
		„ 3. Lohr	id.	red sandstone	(1) These trees were measured in the yard of a wood-merchant in Groningen. Only for one of he trees he could tell me that it had been obtained from Lohr (Spessart). For the others no nearer place was assigned than the Main.
Steigerwald	3	Castell	1879—'80	Lime-Stone	
Id.	2	„ 1. Sulzthal	1878—'79	?	
		„ 2. Schwarzenberg	1879—'80	?	
Unter-Franken	1	Reichenberg	1879—'80	?	
Main (1)	9	?	3. 1879—'80	?	
		?	1. '78—'79	?	
		?	5. '75—'76	?	
Treves	5	„ 6. *) Kortel wald (?)	1878—'79	White sand	
		rest ?	1879—'80	?	
Saarbrücken (2)	2	?	1878—'79	?	(-) Date of cutting has been fixed by a comparison with wood from Treves.
Kaiserslautern	4	?	1879—'80	Rocks near Kaiserslautern	
Coblentz	7	Mostly Westerwald	4. '79—'80	Westerwald: soil fairly rich, not stony	
			3. '78—'79		
Taunus	2	?	1879—'80	?	
Vogelsberg	2	?	1879—'80	?	
Odenwald	7	Lorsch & Bürstadt	1879—'80	Alluvial, fairly rich, sandy — Always sufficient sub-soil water. Sometimes rather too much. Must give a good representation of the tree-growth in these parts of the Rhine (Oberförster Engelhard).	
Ems	5	?	1879—'80	?	

*) There were in my possesion 6 discs; 5 only have been measured.

been inserted in our figures alongside of the curves. So for instance for the Main-wood (fig. II) for the years 1879 and 1878, 7 trees have contributed; from 1877—1875, 11 trees; from 1874—1870, 15; from 1869 to 1841, 16 etc,

5th. Some measurements have been made on the transverse section of the trees, while lying in the wood or elsewhere. Mostly however discs from 3—7 centimetres thick were obtained. These were then measured at leisure at home. In the beginning each disc was measured along 6 radii; afterwards this number was lowered to 3, in many cases to 2. A few of the trees have been only measured once. The measures were made with a millimeter scale. A magnifier was used in reading this scale to the nearest tenth of a millimeter.

6th. Parallelism of wood-growth with sun-spots, might readily be supposed to exist if we compare for instance the wood-growth of the trees represented in fig. VII with Wolf's relative numbers. As however according to the Main- and Moselle-trees such parallelism does not show in the same manner in the 18th century, I think the probability of a real connection very slender.

7th. The inspection of even a moderate number of wood sections shows that there are influences which, for longer periods, cause a gradual change in the wood-growth as measured by the breadth of the ring, changes which in many cases are different for different trees. Such must be the influence of age. Such an effect will also be introduced if a tree gets more and more hindered by surrounding trees etc. These slow changes are very apt to vitiate to some extent, our conclusions about the changes of shorter period, especially where we combine several trees into a normal. It is in order to get rid of these gradual changes that I adopted the method of expressing the growth in percents over and below the

average of the surrounding 15 years. I found the method very efficient. But of course such a process eliminates every trace of the longer periods, be they accidental or in the climate. The present study does not therefore give any contribution to the determination of slower changes in the climate. Such a determination by means of growth-rings must not be impossible, but it will require a great mass of material and the utmost care in the discussion.

8th. I am sorry to say that many of the tree-sections used for the present investigation are no longer in my possession. What is still in existence is now safely deposited in the *Botanical Laboratory* of Groningen.

Ladies and gentlemen. I am going to talk to you to night on the growth-rings of trees. How they may be considered to a large extent as nature's own registers of at least some of the main elements of the weather in long past years and how they thus offer an occasion of investigating whether or not some regularity in the recurrence of these elements of the weather can be discovered. Could such a regularity really be discovered, the importance of the fact could hardly be overestimated, for it is evident how then a basis would have been obtained for forecasting, in general traits and to a certain extent, the weather in coming years.

My own investigations in the matter were made about the years 1880—81. Though I spent quite a considerable time on them, I could not bring myself to publish my results, because I sorely felt how incomplete they were and because I hoped that, perhaps after some years, occasion would offer to obtain more satisfactory materials, which would lead to more reliable results. I am now sorry that I took this course. Had I then published my results, it would possibly have encouraged other men, in

a better situation than myself, to take up the question and we might now have some further and better results.

My intended trip to California brought this old investigation again vividly before my mind, because of all the countries of the world, California, with its old trees, is perhaps the one offering the best conditions. I resolved to take at least some of my work with me. It might help me perhaps in interesting somebody in your country in the matter, possibly in inducing him to take up this fascinating work, which does not require any very special training and may possibly lead to such important results.

I will not enter into details of my way of treatment. It would be tiresome. If anybody of you might ever want to take up such a study as this, if he will then take the trouble of writing to me, I will gladly communicate to him such expedients und details as experience has shown me to be useful.

There is another point which I wish to bring up before I enter on my subject proper. You may well wonder that I, who am an astronomer, am about to speak to you on a subject which has nothing to do with astronomy, especially on a subject — the regularity in the weather in longer periods — on which a great number of competent investigators have worked and — though for instance *Brückner* has brought to light traces of some periodicity — I think I am not saying too much, in affirming that up to the present very little has been achieved. This being the case you may well think it presumptuous in me, not a meteorologist, to handle the subject at all. My answer to this is: I have not the least intention of starting any new theory or of explaining the phenomena to which I wish to draw attention. I could certainly not do it. I wish merely to lay before you some observations and to point out some singular regularities in them. Nothing would certainly please me so much as that some compe-

tent man would find it possible to point out the true cause of these regularities.

Meanwhile conversations with meteorologists and botanists have left me little hope that it will be so. What I heard and what I read has long brought me to think, that in the present state of science any investigation on long period regularity in the weather must be a purely empirical one. The case stands much as with another question in the olden time of the Chaldaeans. At that time the eclipses were the all-important astronomical phenomena and, wanting to be able to predict them, they sought whether there were any regularity in their occurrence.

They found that there was: that after the lapse of *6585 days and 8 hours* they recurred pretty nearly in the same order and appearance. This is the famous period called the Saros. They must have found this simply by making long long lists of eclipses, continued for many many years, in very different places of the earth. From such lists they might find out what they sought for, without their knowing the true theory of the motions of Sun and Moon, that is without their being really scientific astronomers. Their hope was not in vain. It must have been by means of this Saros that Thales was enabled, 600 years before Christ, to predict his famous eclipse.

Now, as it was with the eclipses, it might be with the weather. Though the empirical finding out of a regularity may hardly be claimed as a scientific achievement, it may nevertheless become in future of the greatest utility in weather forecast a long time in advance.

But there is more, which makes that, at the present time, the problem may be taken up by other men nearly as well as by meteorologists. Take the rain. In order to find out whether there be any regularity in the recurrence of wet and dry years, if we will have any

reasonable hope of obtaining our end, we will necessarily, first: have to consider either the rainfall of the whole of the earth, or at least of large areas, for it is well known how much the rainfall may differ in different localities. That is, we will have to collect our data at a great number of different places. Meteorologists are so well convinced of this that for the British Isles alone they have over 2200 rainstations and they still complain that this number is hardly sufficient. Second: In order that any regularity, if it exists, may show itself clearly, we needs must have *extensive series*, series extending over more than a century, probably over many centuries. Now such series do not exist in meteorology. There are 2 or 3 somewhat long series, but these are evidently insufficient.

Of course the way of the meteorologists is the kingly road. If, as no doubt they will, they extend their observations to a still greater number of stations, they will, in a few centuries, collect materials such as we cannot imagine of getting in a different way. But we are impatient. In one of his letters Darwin says something to the effect that it is quite necessary to collect materials for future investigation, but that he has no respect for the man who is content to do that and nothing else.

The question in my opinion thus is: Leaving the refined investigation of the meteorological data to the competent men of the future, cannot we provisionally find another, be it far more imperfect, way, independent of any thing that is done by the professional meteorologist, to provide ourselves with data about the weather, which satisfy these two conditions:

first: of existing for a great number of different localities on the earth;

second: of extending over long series of years.

I think we can by consulting the registers kept by nature herself in our trees. For there are plenty of trees all over the world and many of them attain to a considerable age. By them we may get data not only of prehistoric, but even of geological time.

The idea of conceiving the trees as natural registers seems so natural that it must have occurred to several minds.

Even the use of the growth-rings as a means of finding out a connection between the weather in past years and the tree-growth is certainly not new. — Meanwhile I was unable to find any regular investigation on the subject extending over a period of more than just a few years. — This gives me the courage to lay before you my very fragmentary study, which, however, was carried through with the definite aim of finding out some regularity.

I have confined myself entirely to the investigation of oak-trees. Other kinds of trees may prove preferable for definite purposes. But as the limited time at my disposal made a choice necessary, I naturally chose the kind of wood which in our parts is easily obtainable from all sorts of localities and which usually is not cut down at so early an age as our other trees.

Suppose such an oak-tree cut down at the present moment and suppose that we get a cross-section of that tree at some distance from any place where a root branches off. The section will then show a series of pretty regular concentric rings, which we call the growth-rings. The wood between the bark and the first ring will represent the growth during the year 1908. The growth during the year 1907 will be represented by the wood between the 1st and 2nd ring counting from the outside towards the centre and so on. We thus have only to know the year in which the tree

was cut down to know the year corresponding to all the rings.

For my investigation I began by collecting discs of trees from various parts of Germany and Holland. In this lecture I will mainly confine myself to the forests along the Main, the Moselle and to some of the forests not far from the Rhine between Worms and Bonn. On each cross section under examination I first drew a pencil line beginning at the centre and crossing all the rings at right angles. Along this line I measured carefully the breadth of all the rings and they were recorded against the years in which they grew. In order to improve the accuracy I usually repeated the same thing along several other radii.

We thus obtain at once a fairly good measure of the yearly growth of the tree during the whole of its life.

Having done the same for all the trees in the region now under consideration, I found at once that there was a considerable agreement in the growth in contiguous forests. This is not always the case, proving that what the trees register depends on their situation. It is pretty evident that this must be so. For a tree standing on the border of a lake at a pretty constant level must not be so strongly dependent on the quantity of rain as other trees, not so well situated, and so in other cases. But for the forests now under consideration the parallelism is very striking and other and more direct data being not available, I took this as a proof that the trees in the different forests must have been growing unter much the same conditions. This enabled me to combine all my results into four *definitive results*, (see Tab. III figs. II, III, IV, VI) three of which represent approximately the tree-growth for an area about equal to $^1/_6$ part of Holland, while the fourth is restricted to a smaller area. The combination

of the several trees must be made in a particular way in order to give the most reliable result, but this is a point of detail into which I will not now enter.

Now let me show you what results the investigation brought to light.

I. *The very considerable fluctuations which appear in the yearly growth of the oak-wood of the region under investigation must in great part certainly be due to meteorological influences.*

Proof. The proof of this proposition is furnished by the figures I now throw on the screen (figs. II, III, IV, V). The tree-growth has been graphically represented in this figure. Each vertical line represents a determined year. On this line (see number at the top of the plate) has been plotted the growth in the year 1700 on the next line that of the year 1701 and so on. The growth itself was expressed as a fraction of the average growth and as average growth was considered the average growth of the surrounding 15 years. [1]) The number of trees on which the results depend have been marked on the curves. Owing to the different ages of the trees, this number generally decreases as we pass to earlier dates.

Now then: what proves that the fluctuations in the growth-curves are not due to local causes (depending, say, on cutting down of surrounding trees; on artificial irrigation questions etc.) is their parallelism. Generally

---

[1]) That is the mean growth of the 7 preceding years, the year itself and the of following years.

In Figs. I—V the average growth has been represented by 20. The interval between two consecutive lines thus represents 5 percent of the average growth. Thus in Fig. II the growth in the year 1834 is 31 percent above the average. In Figs. VI and VII the average growth is taken = 10 and the interval between two horizontal lines represents consequently 10 percent of the average growth.

where the growth is great in the upper curve, which is the Main curve, it is great in the two following ones which are the Moselle-curve and what we might perhaps call de Rhine-curve. Where the growth is small in the upper one it is generally small in the others. There are exceptions, but then the metereological influences: temperature and especially rain are not the same for different regions. They have much in common but still are not at all the same. The point is that the parallelism is so great that on an average, if at the Main the growth is double the mean growth, it is more than 50 % above the mean at the Moselle, at a distance of 140 miles. Now this could never be if the fluctuation were due to local influences.

II. *The temperature has, generally speaking, a very small influence in these regions.*

Proof. Although we have no long series of temperature records for our regions, we have lists of

Hot summers
Cool „
Cold winters
Mild „

Now for all the hot summers I got out the average growth; likewise for the cool summers. There is hardly a difference.

In the same way the growth in the growth-season after very cold winters proves to differ but little from that after mild winters [1]).

III. *For part of our materials at least, the rain, falling in spring and summer is of the greatest influence.* The fact can be proved only for *part* of our materials, because we have no extensive data about the rain near the greater part of our forests. But for the city of Treves we have respectable data and comparisons with the trees

[1]) See note I.

felled near Treves could be carried through. The figure thrown on the screen shows the result.

In the last figure (Tab. IV, Fig. IX) the full line represents the tree-growth in percents over or below the average growth. Each interval represents 5 percent of the mean growth.

The dotted line similarly represents the height of the rainfall in spring and summer over or below the average. Only the fluctuations have here been reduced about two times [1]).

We see that the parallelism is quite close.
In fact I find that on an average, if at Treves the height of the rain during spring and summer has been 100 percent over the average, the growth of the trees here investigated has been 48 percent over the average. The result has been extended somewhat for years in which no rain measurements have been made, because we possess some further countings of the number of rainy days. The result has been shown in Tab. IV, Fig. VIII. Computation shows that on the average, when the number of rainy days in spring and summer is 100 percent above the mean number, the wood-growth is 40,6 percent above the mean. From a similar comparison made between winter-rain and wood growth, we find hardly any trace of an influence.

I know that this result is in contradiction with what so high an authority in forest matters as Ebermayer maintains, who judges that winter-rain and snow is of far greater importance for our forests [2]). But I cannot see how, for the Treves wood under consideration, we can, with any possibility, escape from our conclusion. Meanwhile we must take care not to extend our conclusions farther than

[1]) See note II.

[2]) See for instance Ebermayer, Die physikalischen Einwirkungen des Waldes etc. Berlin 1873, p. 197 en 198.

we have a right to. So for instance we have some data for the rain at Frankfort, which is not far from the place of our Rhine wood. Now the comparison here led to the result that spring- and summer-rain, have but an insignificant influence, whereas winter-rain shows some, though not very appreciable influence. In fact we already drew attention to the fact that the influence of rain must not be the same for all trees. It is evident that in a more complete study than the present can pretend to be, we ought to try to obtain complete data of the soil and situation of each tree we use for our purpose. Meanwhile in many cases, having once found a tree which can be proved to have been sensitive to rain during, say, the last 20 years, as it has not changed place since its birth, if there seems to be little possibility of a fundamental change in the watersupply, it can be used as a rough sort of raingauge for all the preceding years of its life, which may be centuries.

IV. *In many cases, perhaps in all, increased tree-growth is not caused by the greater quantity of rain directly, but indirectly through he greater height of the subsoil water.*

Proof. This is proved by a case which at first puzzled me very much. Whereas, as you have seen, there is a striking parallelism between the growth in the forests of the Main and those of the Moselle, there is a forest *between* the two, part of the Odenwald [1]), where the parallelism is no doubt still well recognisable, but where it still is far less.

I collected my tree-sections near a place called Bürstadt. My difficulty was later on removed by a report in the papers, of an inundation of the Rhine, which caused the

[1]) Locally the forest is called the Lorscher Wald but I understand that it is an outlying part of the Odenwald.

town of Bürstadt to be partly flooded. I thus got to know that my trees grew only very little above the level of the Rhine and it seemed at once rather probable that the growth might be mainly dependent on the height of the subsoil water which in its turn would depend on the level of the Rhine. To test this idea I hunted out some data about the level of the Rhine. — I did succeed only in finding the mean level of the Rhine

for each year between 1840—'74 at Mainz

„ „ „ „ 1770—1835 at Emmerich.

I had little hope that these would furnish a really definitive result because I wanted:

a. the mean levels for the different seasons and *not* for the whole of the year, and then

b. at a place nearer to my forest than Mainz and especially than Emmerich, which is already on the border of Holland.

To my surprise I found that notwithstanding this, the parallelism is quite evident. In years in which the mean level of the Rhine is one meter over the average level at Mainz, the growth in our forest is 32 percent above the average. Even with the Rhine-level at Emmerich, the parallelism is still clearly indicated. If the yearly mean level of the Rhine at Emmerich is one meter above the average, the average woodgrowth at Bürstadt is 12 percent above the average. I similarly find a strong parallelism between the tree-growth along the Weser and the height of the level of that river.

There are other facts pointing to the same conclusion, but these may be deemed sufficient.

V. *In every year there was produced but one single growth-ring, at least this was the case in the last 70 years. If, what seems improbable, the same thing does not hold in earlier years, then the anomaly must have occurred everywhere at the same time.*

Proof. I introduced this proposition because botanists told me that many cases are known in which it does not absolutely hold. For our trees there can be no serious doubt. For: suppose that between 1830—1850, not 20 but 21 rings had been formed. Then the parallelism which we see in our figure IX between the full-line-representing wood-growth and the dotted line representing rain, before 1830, would have to be regarded as accidental, For the full line would be out of place and would have to be shifted towards the right for one year. Now such parallelism can certainly not be accidental. Therefore our supposition of the growth of two rings in one year must be rejected. For the time before the beginning of our rain-data for Treves we cannot give this proof. — But the parallelism between the tree-growth at the Main and at the Moselle proves, in quite a similar way, that if an exception has happened at one place it must have happened at the same time elsewhere. For without that the parallelism would certainly have been destroyed.

VI. Lastly. *It seems as if during pretty long intervals of time, there is not only a regularity, but an actual pretty constant periodicity in the growth of the trees.*

Proof. Figs. I and V show this very clearly. The first curve was obtained by slightly smoothing the Main-curve. The smoothing was obtained by simply plotting over each year the mean growth of that year with the year preceding and the year following. From the year 1659 to 1784 at least, that is for a period of 125 years there is clearly indicated a period of about 12.4 years. After that year, though a pretty regular fluctuation continues, the period has become longer. That the *amplitude* of the fluctuations seems to die out at the same time is simply caused by the fact that in these later years, the greater part of our trees are pretty old. It seems that the variation in growth decreases with the age of the trees.

I possess a good many discs of wood from the North of Germany, near the Ems and the Weser. To my regret they are cut down at an earlier age, so that I could not procure specimens even fully 100 years old.

One batch of these, however, show a very suggestive fact.

The fact is that, whereas for the trees which we have been considering all along and which I will call our southern trees, the $12^1/_2$ years period dies out shortly before the beginning of the 19th Century, it reappears or continues to exist in North Germany.

Not only is the length of the period exactly the same, but the years of maxima and minima occur just at those epochs at which the prolongation of the southern curve would place them. — So that finally, if we combined the results for this particular wood with those for our southern trees, we would have a curve showing a regular fluctuation in 12.4 years during the whole of the two centuries for which I have somewhat extensive materials [1]). Only one minimum, that of 1794 would be missing.

VII. However I will not insist on the importance of this period. I feel that it is still strongly in need of confirmation.

But suppose that further materials confirm it. What would it mean? Would it mean a period of 12.4 years in the weather?

For me there is no doubt about it. Would it mean such a period in the spring and summer rain? This seems much more doubtful, although certainly it is not impossible. We have not to forget that, though we have proof of a strong influence of rain on the growth of our trees near Treves, we certainly cannot maintain that there are not several further factors, which have their influence also.

---

[1]) See Note III.

And then that, though there is a strong parallelism of the Treves-growth with that of other parts of the region investigated, this parallelism is not in any way perfect.

I do not give the facts brought out in this lecture as well established proof of a regularity in the weather. The only thing I would claim for them is that they are full of promise.

And they lead us to put definite questions, which in my opinion is one of the main points in scientific research. To take one instance: what does the fact mean that this $12^1/_2$ years period may disappear in one place, and the same time clearly show in another?

VIII. And now, to bring this talk to a close, a few words about the particular fitness of California for this particular branch of research. California has many trees, but especially California has her very very old trees. Think of the enormously improved chances of success if our series instead of embracing 2 centuries, would embrace ten times as long a time. Now trees of 2000 years must exist here. I was even told that actual count of the rings has proved the existence of trees of 4000 years! That is, provided that we admit that, here in California too, there never grows more than one ring in a year. A single tree of such an age, if favorably situated, I mean situated in such a position and in such a soil that it proves to be especially sensitive to some of the meteorological factors, or at least showing large fluctuations, may prove a real gold mine for the meteorologist. Through the courtesy of Prof. Mc Adie of San Francisco, I am anabled to show the representation of the rings of a Sequoia of 1244 years old.

Several of the principal historical events have been noted against the rings that grew at those times. The drawing cannot be well seen from your places, but those that are interested may see it after the lecture.

I do not know whether the breadth of the rings has been accurately reproduced and have not made measurements, therefore. Still I could not resist the temptation of reading off some of the times of conspicuous maxima in the growth.

To my satisfaction — also, I confess, to my no small surprise, I find that they lie, nearly all, 12.4 years or multiples thereof, apart.

I do not mean that each $12^1/_2$th year you will find a maximum. Often there will be no well marked maximum. But the existing maxima lie multiples of that period apart, or very nearly to. Not only that. This period leads us, in the 18th and 19th century exactly to the years of maximum found for the European trees.

There may be much in this which is accidental.

Still, I think, you will not wonder, that I conclude by expressing the hope that somebody may be found in your country to take up this interesting question, which, perhaps nowhere in the world holds out as good a promise of success.

As the time is still early let me add one last word.

It seems not probable that we will find trees wholly dependent on rain or wholly dependent on temperature or, in short, dependent on one single factor. Now in one sense this is certainly a great drawback. It would be beautiful if we could have some very old tree which would be practically a rain-gauge for the last 2000 years and another, of another species and perhaps very differently located, which would similarly have taken down the average summer temperature during that same interval and so on. Such an ideal case is too good to be believed in. In all cases the growth will certainly depend, though in a very different degree, on many, if not all the meteorological elements.

But just such a combination it might be interesting to find out.

Suppose for instance that in English India, in the region where famines occur somewhat periodically, we could find out some tree or other, the growth of which depends approximately on the same conditions of the weather as those on which the success of the rice-crop depends. It does not seem to me so improbable that such a thing might be found. Well then, if it so happens that this tree reaches a considerable age, we would have the means of studying whether there is a regular recurrence in the return of the bad conditions for the rice-crop. The importance of such a regularity caused, years ago, several investigations to be made into the existence or non existence of such regularity.

No conclusive results were reached.

The very long and authentic records of trees might perhaps have furnished the means of attaining an end that could not be attained by the more direct but very imperfect records of the past.

Notes.

I. The following table rests on data more extensive than those mainly used for the lecture. The cold winters were borrowed from Köppen, Zeitschr. Oestenr. Ges. für Meteor. 1881, Vol. 16, p. 186.

The mild winters, cool and hot summers were borrowed from a work by Hahn on Sun spots. (See page 91).

The numbers in brackets represent number of winters or summers. In computing the means, the weights have been taken proportional to these numbers.

The only positive indication furnished by this table, is a slightly injurious effect of a cold winter, preceding the growth-season.

Summary. **Wood-growth in percentages above the average.**

	WINTER.		SUMMER.	
	Cold.	Mild.	Cool.	Hot.
Main	— 4.0 (64)	+ 3.3 (23)	— 4.4 (31)	+ 3.7 (35)
Trier, Kaiserslautern, Saarbrücken	— 2.5 (33)	— 3.4 (23)	— 3.4 (31)	— 2.6 (35)
Coblentz, Taunus, Vogelsberg .	— 5.6 (51)	+ 1.9 (23)	— 4.4 (31)	+ 1.2 (35)
Lorsch (Odenwald)	+ 2.5 (37)	— 2.4 (23)	+ 3.5 (31)	— 4.5 (35)
Meckenheim (near Bonn) . . .	— 8.8 (7)	— 2.5 (9)	— 4.4 (13)	— 0.9 (16)
Apeldoorn (Holland)	— 5.4 (37)	— 1.1 (23)	— 8.2 (31)	+ 2.4 (35)
Ems I, Oldenb. I	— 12.3 (6)	+ 0.8 (7)	— 4.8 (8)	— 5.7 9)
Ems I, Oldenb. I	— 3.6 (6)	+ 14.2 (7)	— 4.1 (8)	+ 7.3 (9)
Ems I, Oldenb. I	— 6.3 (6)	+ 5.4 (7)	— 0.1 (8)	— 2.0 (9)
Oldenburg II	— 6.6 (6)	— 1.2 (7)	+ 3.6 (8)	— 4.3 (9)
Ems II	— 11.3 (6)	— 8.8 (7)	+ 13.6 (8)	— 16.2 (9)
De Punt (near Groningen) . . .	— 11.9 (6)	— 8.9 (10)	+ 3.9 (11)	— 7.5 (15)
Weighted mean . .	— 4.2	— 0.3	— 2.2	— 1.2

II. More accurately. They have been multiplied
in the period 1806—1830 by 0.543
„ „ „ 1849—1878 by 0.442
weighted mean 0.481.

Fig. IX therefore shows for instance that in the year 1870 the tree growth was 25 percent (of the average tree-growth) below the average, whereas the rain was $^{20.5}/_{0.481}$, that is 43 % (of the average rainfall) below the average. Of course the factors 0.543 and 0.481 were determined in such a way that the fluctuations in rain and wood growth in the figure become most nearly equal.

Adding the probable errors, what I found was:

A. On an average, if rain-height in spring and summer is 100 percent above the average, the growth is 48 percent ± 5 above the average.

B. If the number of rain-days is 100 percent above the average then the tree growth is 40.6 ± 6.5 percent above the average.

As for the influence of winter-rains or snow I find in Treves that the influence is vanishing.

On the other hand the comparison of the wood growth of our trees from Coblentz, Westerwald, Taunus and Vogelsberg (see fig. IV) leads to a very small influence of spring and summer rain, whereas there is a decided favorable influence of winter-rain (or snow), the result being:

If at Boppard and Frankfort, the rain and snow in winter is 100 percent above the average, the tree growth in the following summer will be above the average (in the forests mentioned)

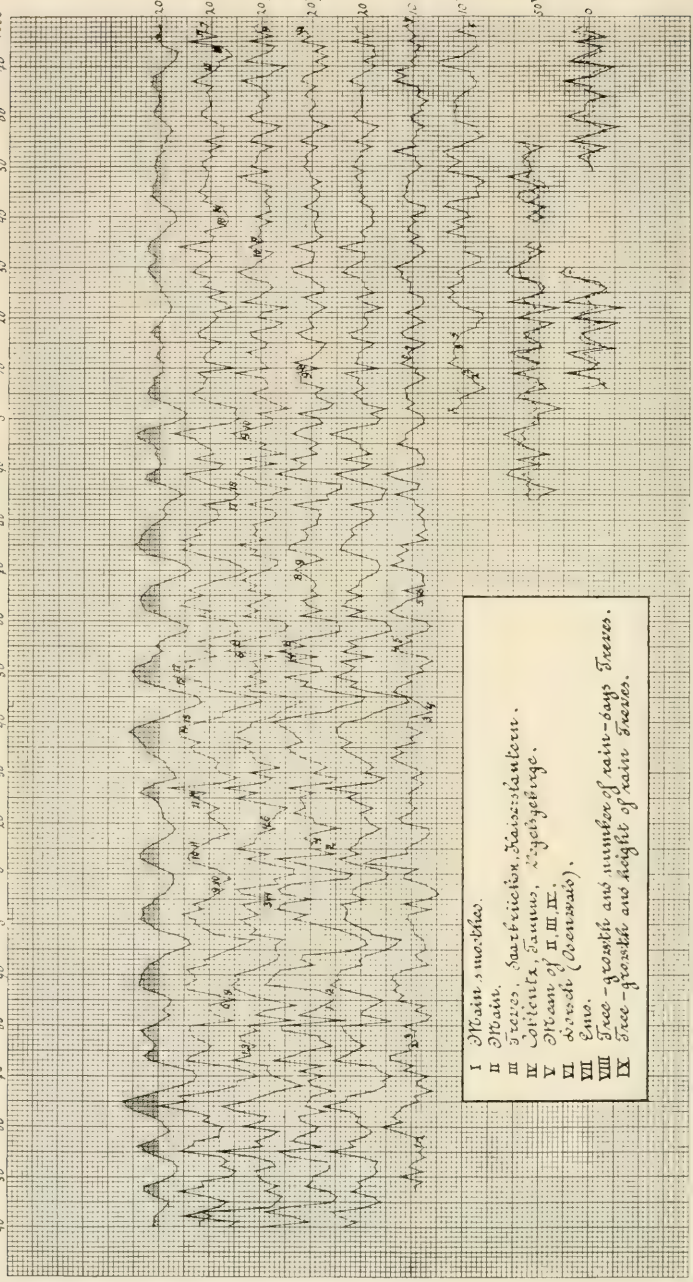
13 ± 3 percent.

III. More accurately, I find from the Main and Ems curves: Epoch of minimum 1745.6, period 12.36 years. In other trees there is also the indication of a period of 16.54 years, with the epoch 1751.7 which may really have to be subdivided in two periods of 8.27 years. It is to be noted that 12.41 is exactly $= {}^{3}/_{4} \cdot 16.54$ [1]).

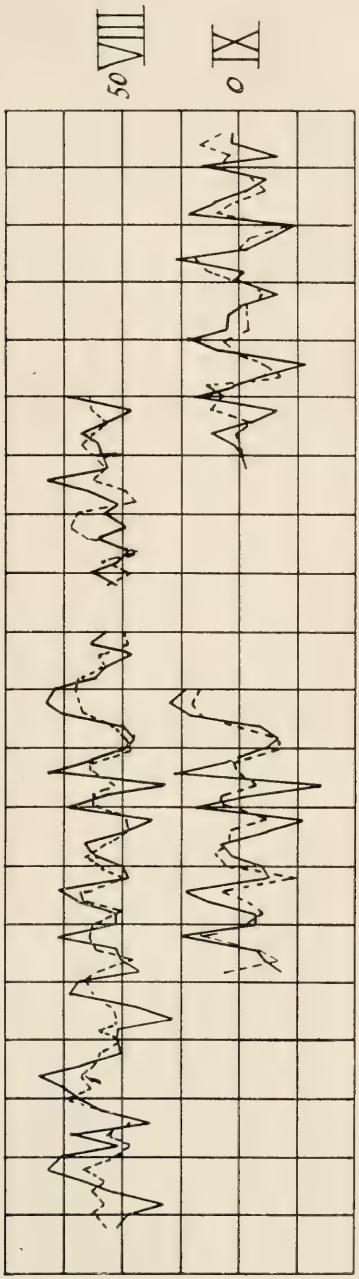
The theoretical times of minimum corresponding to the 12.43 year-period are:

1659.1	1708.5
71.4	20.9
83.8	33.2
96.2	45.6

[1]) This fact might perhaps suggest the feasibility of the development of the wood-growth in a Fourier series.



Figures VIII and IX somewhat magnified see next tab.


VIII
50
IX
0

1758.0	1819.8
70.3	32.1
82.7	44.5
95.0	56.8
1807.4	69.2

Fig. I shows that the first 11 actually agree very closely with all the minima of the Main-wood.

Fig. VII shows the 6 last to be very nearly accordant with the minima in the Ems-wood.

It is to be noted that in comparing these numbers with the years as read off from our figures, the latter have to be increased to 0.5 years, the middle of the growth period agreeing about with the middle of the year.

SOMMAIRE.

Articles:

C. van Wisselingh.	On the nucleolus and karyokinesis in Zygnema. With Tab. I.	1
C. van Wisselingh.	On intravital precipitates .	14
J. Kuijper.	Die Entwicklung des weiblichen Geschlechts-apparats bei Theobroma Cacao. Mit Tab. II.	37
J. Kuijper.	Notizen über einige Pflanzenkrankheiten erregende Pilze Surinams	44
Tine Tammes.	Die Erklärung einer scheinbaren Ausnahme der Mendelschen Spaltungsregel	54
J. C. Kapteyn.	Tree-growth and meteorological factors. With. Tab. III and IV.	70

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M. M.

M. W. Beyerinck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt,
Hugo de Vries, Th. Weevers et
F. A. F. C. Went.

Volume XI. Livraison 2.

Nachdruck und Uebersetzung verboten.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden,
overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

M. de Waal. — 1914. — Groningue.

RECUEIL

DES

TRAVAUX BOTANIQUES NÉERLANDAIS.

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M. M.

M. W. Beyerinck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt,
Hugo de Vries, Th. Weevers et
F. A. F. C. Went.

Volume XI. Livraison 2.

Nachdruck und Uebersetzung verboten.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden,
overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

M. de Waal. — 1914. — Groningue.

BEITRÄGE ZUR BLATTSTELLUNGSLEHRE.

II.

Über verästelte Baumfarne und die Verästelung der Pteropsida im allgemeinen [1])

von

J. C. SCHOUTE.

Einleitung. Für denjenigen, der die Blattstellungslehre durch eigene Beobachtungen weiter ausbilden will, liegt es nicht sehr nahe, dazu Beobachtungen an verästelten Baumfarnen zu einem seiner ersten Themen zu wählen. Denn einerseits sind verästelte Baumfarne bekanntlich selten und schwer zu beschaffen, andererseits ist der Zusammenhang zwischen Blattstellung und Verästelung kein sehr inniger; bei den Farnen ist sogar die Beziehung zwischen den beiden genannten Erscheinungen noch keineswegs allgemein erkannt. Dass ich diesen zweiten Beitrag dennoch den verästelten Baumfarnen widme, bedarf daher einiger Rechtfertigung.

Durch Untersuchungen über die Stammesbildung und Verästelung der monokotylen Bäume war schon seit mehre-

[1]) Meinen I. Beitrag zur Blattstellungslehre siehe in diesem Recueil Vol. 10, 1913, S. 153; eine vorläufige Mitteilung über die jetzigen Beobachtungen und über die sich daran anknüpfenden Spekulationen erschien unter dem Titel „Dichotomie en zijdelingse vertakking bij de Pteropsida" in Verslagen Afd. Natuurk. Akad. v. Wetensch. Amsterd. 1912, XXI, 1, S. 544 (Proceedings XV, 1, S. 710.)

ren Jahren meine Aufmerksamkeit ebenfalls auf die Verästelung der in mancher Hinsicht analogen Baumfarne gerichtet. Die Schwierigkeiten, welche der Verästelung bei den Baumfarnen entgegen stehen, sind dieselben, die sich bei den Monokotylen finden [1]); ich habe früher schon beschrieben, wie sie bei einigen Baumfarnen in eigentümlicher Weise durch die Bildung von Luftwurzeln umgeben werden [2]).

Im Anschluss an diese Untersuchungen habe ich nun versucht, auch von den regelmässigen, ohne „Kunstgriffe" entwickelten Verästelungen der Baumfarne hinreichendes Material zu erlangen. Dieses ist mir durch die freundliche Hilfe des Herrn Dr. S. H. Koorders überaus gut gelungen; nachstehende Beschreibungen und Abbildungen werden den Leser bald davon überzeugen, dass das benutzte Material ein besonders schönes und wertvolles war. Bei der Bearbeitung dieses Materials wurde mir aber nicht nur die Verästelungsweise der Baumfarne klar, sondern es ergab sich, dass das Material auch über Blattstellungsfragen und die damit verwandten „Knospenstellungsfragen" Aufklärung zu geben geeignet war. Die Theorie der Blattstellungen, wie ich sie im ersten Aufsatz dieser Reihe entwickelt habe, ist bei der Bearbeitung der Baumfarne entstanden. Dadurch wird es vielleicht eher verständlich, weshalb die Beschreibung und die Besprechung dieser Objekte den Beiträgen zur Blattstellungslehre eingereiht worden ist.

Die Verteilung vorliegender Arbeit kann der Sache gemäss keine prinzipielle, sondern nur eine kasuistische sein; sind doch die beobachteten Erscheinungen von teratologischer oder vielleicht eher noch von pathologischer Art,

---

[1]) J. C. Schoute, Notiz über die Verästelung der Baumfarne. Annales du Jardin de Buitenzorg, 2e Ser. Vol. V 1906 S. 88.

[2]) J. C. Schoute, Eine neue Art der Stammesbildung im Pflanzenreich, Ibid. S. 198.

sodass wir die untersuchten Objekte hier der Reihe nach erörtern müssen.

Ehe ich nun aber zu der Besprechung der Beobachtungen übergehe, muss ich noch eine Bemerkung über die anzuwendende Terminologie machen. In der vorigen Arbeit über die Blattstellungsfragen bin ich von der Voraussetzung ausgegangen, dass es in einem jeden Vegetationskegel eines Stengels zwei Stoffe gäbe, die ich Knospenstoff und Blattstoff nannte. In einem während des Druckes der Abhandlung geschriebenen Nachtrag habe ich dann gesagt, dass ich durch die von Prof. Moll geäusserten Bedenken veranlasst wurde, die Hypothese soweit zu verallgemeinern, dass ich nicht länger zwei verschiedene Stoffe, sondern bloss zwei verschiedene Wirkungen unbekannter Art voraussetzte.

Es hat sich nun bei der Abfassung vorliegender Abhandlung ergeben, dass es, um die Verhältnisse klarzulegen, unumgänglich nötig war, diese beiden Wirkungen mit bestimmten Namen zu belegen; deshalb habe ich statt der Bezeichnung Knospenstoff den neutralen Namen „Knospenagens" gewählt und statt Blattstoff „Blattagens." Das „Knospenagens" hat also seinen Bezirk am Vegetationsscheitel, wo es die Bildung von Blattzentren zeitweilig verhindert; das „Blattagens" tritt dort auf, wo ein Blattzentrum entstanden ist und verbreitet sich in das umringende Gewebe zu einem „Verbreitungskreis."

I. KAPITEL.

Objekt von Kaliwiro.

Das hier behandelte Exemplar wurde von Herrn Förster J. H. Boerrigter in der Residenz Kedoe (Java) am Wege zwischen Kaliwiro und Krasak in jungem Sekundärwald gefunden. Das Exemplar hatte einen unverzweigten Stamm von etwa 6 m, der sich dann in zwei annähernd gleiche Äste spaltete, welche etwa $1^1/_2$ m lang waren. Durch die freundlichen Bemühungen von Dr. Koorders habe ich die gewünschten Teile dieses Stammes nebst denjenigen der im III. und IV. Kapitel beschriebenen Exemplare nach Holland geschickt bekommen. Von dem hier zu erörternden Exemplar erhielt ich neben dem Verästelungsstück (s. Tafel V und VI) noch ein Stammstück aus der basalen Region des Stammes und die Gipfel der beiden Äste (s. Tafel VII). Das Material wurde im Oktober 1905 gesammelt; vorher war schon Herbariummaterial der Blätter gesammelt worden. Zugleich hatte Herr Koorders dabei die hier reproduzierte hübsche Habitusskizze des Baumes gezeichnet (Fig. 1). Von Herrn van Alderwerelt van Rosenburgh wurde später die

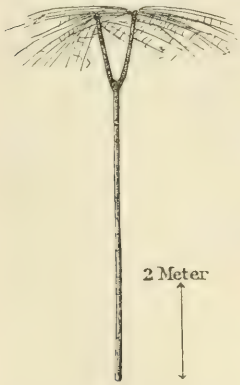


Fig. 1. Habitusskizze von dem Objekt von Kaliwiro.

Spezies bestimmt als *Alsophila glauca* Sm. var. *setulosa* Hassk. [1])

Das unterste konservierte Stammstück, das wahrscheinlich auf 1 m Höhe dem Baum entnommen war, zeigte nichts Besonderes. Die Blattstellung war deutlich 6 + 6, in sechsgliedrigen alternierenden Wirteln also; die grossen Blattnarben berühren einander am Stamme nicht, sondern lassen die Oberfläche dazwischen frei hervortreten.

Das Verästelungsstück, das also in 6 m Höhe entstanden war, war durch Ungeschicklichkeit der Arbeiter beim Sammeln durchgebrochen; die Teilstücke passten jedoch noch hinreichend auf einander, sodass die Untersuchung dennoch ebensogut von statten gehen konnte. Um die Verhältnisse dieses Stückes klarzulegen, verweise ich zunächst auf Tafel V und VI und auf die umstehend reproduzierte Textfigur 2. Die Photographien bringen Abbildungen des einen der beiden Teilstücke, welches den „Sattel" der Verästelung enthielt, von zwei Seiten gesehen; die Textfigur bietet eine getreue Wiedergabe der Blattstellungsverhältnisse des ganzen Verästelungsstückes. Diese Figur erfordert aber zunächst einige Erläuterungen; an der Hand derselben werde ich dann die Verhältnisse klarzulegen versuchen.

Das Ziel, das bei der Herstellung dieser Zeichnung bei mir vorlag, war eine möglichst genaue Abbildung ohne Verzeichnung der Gesamtoberfläche des Verästelungsstückes zu erhalten; um es zu erreichen habe ich folgendes Verfahren angewandt. Auf einen Teil der Oberfläche des Stammes wurde ein ganz dünnes Stück Schreibpapier gelegt, darauf kam ein Stück dünnes Karbonpapier, so

---

[1]) Vergl. A. Koorders—Schumacher, Systematisches Verzeichnis der zum Herbar Koorders gehörenden, in Niederländisch-Ostindien, besonders in den Jahren 1888—1903 gesammelten Phanerogamen und Pteridophyten I. Abteilung Java, Buitenzorg 1910—1913, § 2a.

wie es für Schreibmaschinen benutzt wird, mit der Schichtseite nach unten; dann wieder ein dickeres gewöhnliches Papier. Wenn man dann mit den Fingern darüber hin-

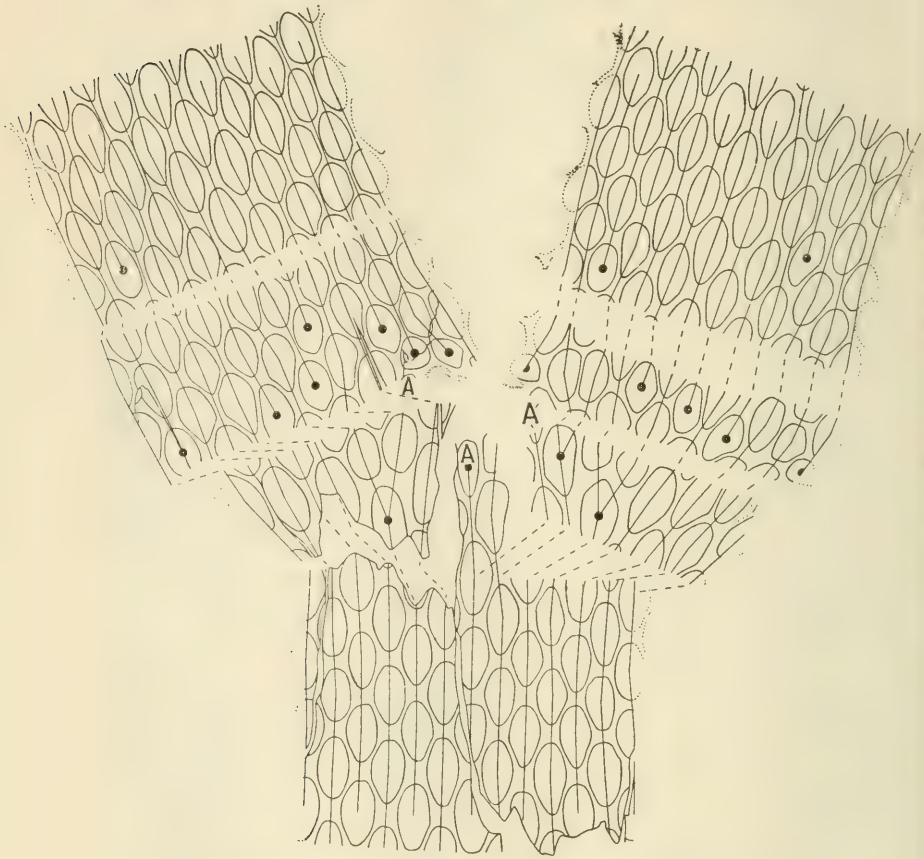


Fig. 2. Oberflächenzeichnung des Objektes von Kaliwiro in $^{1}/_{10}$ nat. Gr.

reibt, so wird eine etwa vorhandene Oberflächenzeichnung des Stammes sich auf dem untersten Papier abzeichnen. An dem hier betrachteten Stammstück ragte nun der obere Teil der Blattnarbenränder ein wenig hervor,

während in der Insertion die Reihen von Fibrovasalsträngen, welche der Blattnarbe ein so charakteristisches Gepräge verleihen, ebenfalls so abgezeichnet wurden. Wenn dieses geschehen war, wurde auf dem dünnen Papier die Umrisszeichnung der Blattnarben unter Betrachtung des Objektes genau eingezeichnet und alsdann unter abermaliger Benutzung von Karbonpapier auf ein grösseres Zeichenpapier übertragen. So konnte ich von allen Teilen des Verästelungsstückes die Blattnarbenzeichnung in natürlicher Grösse übernehmen und in einer einzigen Zeichnung zusammenstellen; die Reproduktion davon in $^1/_{10}$ nat. Gr. ist Fig. 2.

Dabei war der Umstand, dass das Verästelungsstück durchgebrochen war, nicht störend; wohl aber ein anderer Umstand, dass nämlich die hier betrachtete Oberfläche im mathematischen Sinne keine „entwickelbare" ist. Das Fussstück, das etwa zylindrisch war, bot natürlich keine Schwierigkeit; die Gabelungsstelle machte es aber nötig, die Zeichnung auf einige Zonen zu verteilen. In Fig. 2 sehen wir daher unten das Fussstück als ein viereckiges Feld; die rechte und linke Seite davon passen nach Aufrollung aneinander. Dabei sind rechts diejenigen Teile punktiert gezeichnet, welche sich links ausgezogen wiederfinden und umgekehrt. Etwa mitten durch das Viereck geht ein Riss, der die Bruchstelle des Stückes darstellt. In derselben Weise finden wir ganz oben rechts und links die beiden Gabelzweige dargestellt. Dazwischen sind nun aber vier Teile in der Zeichnung, welche der Gabelungszone entsprechen; diese Teile würden durch Aufrollung nicht die Form des Objektes wiedergeben, ein jeder Teil gibt aber an sich die Oberflächenzeichnung des betreffenden Teiles des Objektes getreu wieder.

Das Fussstück der Verästelung zeigt nun deutlich eine Disposition der Blattnarben nach der Stellung 6 + 6, also nach derselben Stellung wie das erste Stammstück sie zeigte; der ungeteilte Stamm hat somit ganz oder grösstenteils

die Stellung 6 + 6 gehabt. Die beiden Gabeläste haben in den in Fig. 2 abgebildeten Teilen noch keine regelmässige Stellung erreicht, erst höher wird der linke Zweig die Stellung 8 + 8 (Tafel VII), der rechte 6 + 6 erhalten. Wie ist nun die Stellung in der Gabelungszone und darüber? Wir können dabei gleich bemerken, dass die Stellung so ist, wie es nach einer Anschlusstheorie auch sein muss; eine jede Blattnarbe liegt in einer Lücke oberhalb zweier anderer Narben; die Entfernungen von einer Narbe zu den beiden darunter liegenden sind überall etwa dieselben. Die Parastichen dagegen erweisen sich nicht als wesentlich; die Schrägzeilen erhalten sich bei den Übergängen ebensowenig oder ebensogut wie die Wirtel oder die Orthostichen.

Um die Verhältnisse etwas näher studieren zu können, habe ich die zwölf Orthostichen, welche in dem Fussstück vorhanden sind, durch ausgezogenen Linien hervorgehoben; des weiteren habe ich diese Orthostichen möglichst genau auf den beiden Gabelästen verfolgt und die neu dazwischen auftretenden Orthostichen ebenfalls angegeben; die Stelle, wo ein neuer Orthostiche auftritt, ist durch einen schwarzen Punkt angedeutet. So erkennen wir, dass auf den an der linken Seite angegebenen Gabelast die sechs linken Orthostichen des Fussstückes übergehen, und dass dazwischen an unregelmässig verteilten Stellen noch neun andere dazwischen auftreten, so dass wir schliesslich 15 Orthostichen haben und eine Blattstellung, welche sich einigermassen der Stellung 7 + 8 nähert. Ich will hier gleich bemerken, dass die Wahl der hier als Orthostichen angedeuteten Linien bisweilen etwas willkürlich ist und ebensogut anders getroffen werden konnte; wir hätten dann die neun schwarzen Punkte etwas anders verteilt bekommen, ihre Zahl wäre aber dieselbe geblieben.

Der siebente Orthostiche des Fussstückes, von links an gerechnet, führt an dem mit A bezeichneten Blatte empor.

Dieses Blatt liegt in ganz eigenartiger Lage genau in der Mitte zwischen den beiden Gabelästen; in der Figur 2 kommt dieses nicht zum Ausdruck, aber die Tafel V gibt davon ein gutes Bild. Wir sehen dort schräg von oben in den Sattel des Verästelungsstückes und sehen dort das Blatt A genau median liegen.

Dieser Orthostiche hört an der Stelle auf, die in Fig. 2 durch ein Viereck angedeutet worden ist.

Durch diese eigentümliche Lage ist in Fig. 2 dasselbe Blatt A auf nicht weniger als 4 Stellen gezeichnet worden. Rechts von diesem Orthostichen liegen nun in dem Fussstück noch fünf andere; der sechste ist der nämliche wie der erste an der linken Seite. Diese fünf gehen auf den rechten Gabelast über; dabei werden noch 8 neue Orthostichen gebildet, sodass deren Zahl auf 13 ansteigt; die Blattstellung nähert sich 6 + 7 und wird später in dem nicht abgebildeten Teil 6 + 6.

Was wir hier vor uns haben, kann nach den angeführten Tatsachen nichts anderes sein als eine normale Dichotomie, wie die Farne sie häufig aufweisen [1]). Das Blatt A ist dabei das Angularblatt; die Verteilung der Blätter entspricht ganz demjenigen, was bei einer Dichotomie auch sonst gefunden wird [2]); erst die Vergleichung mit den unten zu beschreibenden Fällen wird dann auch unsere Beobachtungen interessant machen können.

Bevor wir dazu übergehen können, müssen wir hier erst noch auf einige Punkte etwas näher eingehen.

Auf Tafel V ist mit W ein dicker Wulst angedeutet worden, der von dem Angularblatt ausgehend median durch den Sattel der Dichotomie läuft und auf Tafel VI

---

[1]) Man vergl. J. Velenovský, Vergleichende Morphologie der Pflanzen I Prag 1905, S. 242—254, wo auch die Literatur.

[2]) S. Schwendener, Mechanische Theorie der Blattstellungen, Leipzig 1878 S. 95—98.

an der anderen Seite in grösserer Ausdehnung zu erkennen ist. In Fig. 2 ist dieser Wulst in der Art der Gebirge auf Landkarten dargestellt worden; weil er genau im Sattel der Dichotomie liegt, kommt er an mehreren (4) Stellen vor. Die wahrscheinliche Bedeutung dieses Wulstes werde ich erst im II. Kapitel behandeln können, wenn wir die Verhältnisse mit dem Objekt von Tjibodas vergleichen können. Innerlich ist der Sattel der Dichotomie ganz normal ausgebildet; auf Tafel VII sehen wir denselben Teil wie den auf Tafel V und VI abgebildeten, nun aber von der Unterseite. Das Mark ist ganz entfernt worden (in dem trocknen Material ist das Mark zu unregelmässig zerrissenen Klumpen zusammengezogen), und wir sehen durch die teilweise vorhandene Röhre des Fussstückes, die in der Photographie natürlich in den untersten Teilen nicht scharf ist, hindurch. An der rechten Seite sehen wir in die unversehrte Röhre des einen Astes hinein, links ist der Ast abgebrochen. Das erste, was wir hier bemerken, ist, dass die Markkörper von Fussstück und Gabelästen sich ohne jegliche Einschnürung ganz aneinander angeschlossen haben müssen; die Verbindung der Gabeläste mit dem Fussstück ist also eine sehr vollkommene gewesen.

Was nach Entfernung des Markes noch übrig ist, ist die innere harte Bekleidung der Vaskulargewebe; in dieser Bekleidung sind überall zahlreiche Blattlücken als schmale Spalten (B) vorhanden. Die Kontinuität dieser Sklerenchymmassen ist in dem Sattel nicht gestört; wir finden dort nur eine einzige Blattlücke in seitlich medianer Stellung, die des Angularblattes. Diese Lücke (A) ist, zweifellos infolge der besonderen Lage, von abweichender Gestalt, nämlich gleichseitig dreieckig mit der kleinsten Seite nach oben.

Das zweite näher zu untersuchende Verhältnis ist die Blattstellung der höheren Teile der beiden Gabeläste. Von

dem einen gab ich schon an, dass 6 + 7 sich später in 6 + 6 umwandelte; die Übergangsstelle ist leider nicht konserviert worden. Von dem andern Ast, der 7 + 8 hatte, ist ein Abschnitt des höheren Teiles auf Tafel VII dargestellt worden; die Stellung ist dort 8 + 8, also achtgliedrig wirtelig. Auch hier ist die Übergangsstelle leider nicht konserviert worden; es ist jedoch sehr bemerkenswert, dass die beiden Gabeläste eine wirtelige Stellung erhalten, wie auch das Fussstück eine solche hatte; eine Erklärung dieser Tendenz zur Wirtelbildung habe ich noch nicht geben können [1]). An diesen beiden Gabelästen ist in ihren höheren Teilen aber noch ein anderer bemerkenswerter Umstand zu beobachten, dass nämlich die Blattinsertionen kleiner sind und einander viel näher liegen, als unten der Fall war. Wenn wir Tafel V und VI mit der unteren Figur von Tafel VII vergleichen, so ist der Unterschied sehr auffallend. An dem Gabelungsstück sind die Blattnarben durch ziemlich grosse freie Oberflächenteile von einander getrennt, und die Form der Narben ist augenscheinlich nur zum Teil von den angrenzenden Narben beeinflusst worden; auf Tafel VII sind die Narben nur durch schmale Zonen von einander getrennt (auf der Photographie durch die noch anhaftenden Spreuschuppen verdeckt) und die Form einer jeden Narbe ist augenscheinlich durch das Vorhandensein der benachbarten Narben etwa sechseckig geworden, statt wie unten verkehrteiförmig zu sein. Bemerkenswert ist noch dabei, dass durch die zahlreichen kleinen Unregelmässigkeiten in der Blattstellung, welche auf Tafel VII deutlich vorhanden sind, die Blattinsertionen einander nicht alle in derselben Weise beeinflusst haben; man vergleiche namentlich die Verhältnisse zwischen den benachbarten Blättern eines und desselben Wirtels. Zwei benachbarte Blattnarben

---

[1]) Vergl. diese Beiträge I, S. 281, 319.

sind bald durch die gegenseitige Beeinflussung durch deutliche vertikale Linien abgeplattet, bald auch haben zwei benachbarte Blätter einander nicht erreicht, indem die mit ihnen abwechselnden Blätter des höheren und des niedrigeren Wirtels zu weit zwischen ihnen vorgerückt sind. Dieses wechselt in demselben Wirtel mehrfach, je nach den räumlichen Verhältnissen.

Wir haben hier einen deutlichen Fall der allgemeinen Tatsache vor Augen, dass Vorhandensein oder Fehlen des Kontakts für die Blattstellung bedeutungslos ist, höchstens die Form der Blattinsertion ändern kann; dieser Fall war es, der mich veranlasste, die Blattstellungstheorie so umzugestalten, dass auch bei fehlendem Kontakt der Insertionen Anschluss an niedrigere Blätter möglich war.

Das Exemplar von Kaliwiro hat uns also gelehrt, dass bei diesen Baumfarnen in seltenen Fällen die sonst bei vielen anderen Farnen vorkommende Dichotomie des Stammes in der normalen Form auftreten kann. Die Lage der Gabeläste steht zur Blattstellung nur insoweit in Beziehung, dass an der einen Seite ein einziges Blatt genau in der Mitte zwischen den beiden Ästen steht. Des weiteren ist die Blattstellung dabei eine solche, wie es nur von einer Anschlusstheorie erklärt werden kann; das einzige Gesetzmässige in der Verteilung der Blätter in die Gabelungszone ist nämlich, dass ein jedes Blatt in der grössten Lücke zwischen zwei niedrigeren liegt. Die Vaskularmassen der Gabeläste und des Fussstückes gehen unvermittelt und ohne Einengung des Markkörpers in einander über: äusserlich wie innerlich ist die Verästelung eine sehr vollkommene.

Die Blattstellung ist noch insoweit bemerkenswert, als eine noch unerklärte, aber entschiedene Neigung zu wirteligen Stellungen besteht und dass die Form der Blattinsertion, welche an sich eine verkehrt eiförmige ist, durch Kontakt der Insertionen zu einer sechseckigen abgeplattet werden kann.

II. KAPITEL.

Objekt von Tjibodas.

Dieses Objekt ist dasselbe, das ich früher schon einmal abgebildet habe [1]), es war von mir im Jahre 1903 im Berggarten von Tjibodas gesammelt worden. Der Baum war dort schon vor meinem Besuch abgestorben; die Spezies ist nicht bestimmt worden.

Für die nähere Untersuchung wurde die grosse Menge Luftwurzeln, welche den Sattel der Dichotomie verdeckten, (siehe die zitierte Figur) entfernt; das Ergebnis ist auf Tafel VIII und IX zu sehen. Das ganze ist bei oberflächlicher Betrachtung dem vorigen Objekt sehr ähnlich; wir werden aber bei näherer Betrachtung bedeutende Unterschiede finden. Genau wie dort ist es aber zweifellos eine dichotome Verästelung. Auf Tafel VIII ist das Angularblatt wieder sehr deutlich; auf Tafel IX, welche das Objekt von der anderen Seite wiedergibt, liegt die Trennungslinie der beiden Gabeläste zwischen zwei Orthostichen. Ausser den beiden auf Tafel VIII und IX reproduzierten Aufnahmen habe ich noch zwei andere so angefertigt, dass möglichst gut alle Seiten des Objektes darauf standen; von diesen vier Bildern gibt Fig. 3 die wichtigsten Verhältnisse wieder. Die Umrisse und die Blattnarben sind darauf gezeichnet, die Blattnarben sind ausserdem durch Zahlen und Buchstaben angedeutet worden, sodass die ganze Blattstellung aus Fig. 3 zu erkennen ist.

---

[1]) Notiz über die Verästelung der Baumfarne, l.c Fig. 1.

Das Fussstück hat eine ziemlich unregelmässige Blattstellung, welche sich jedoch noch als 6 + 6 regelmässig beziffern lässt; es sind somit 12 Orthostichen vorhanden. Diese Orthostichen sind mit den Zahlen 1—12 belegt; die Blätter eines Orthostichen haben dann weiter alle dieselbe Zahl. Der 1. Orthostiche (Fig. 3, 1 und 4) hat nur zwei Blätter; das höchste ist schon das Angularblatt; die anderen Orthostichen gehen auf die beiden Gabeläste über. Zwischen und neben ihnen entstehen zahlreiche andere Orthostichen, welche die gleiche Bezeichnung erhielten wie der nächstliegende schon vorhandene mit Hinzufügung von R und L (rechts und links).

Der 8. und der 11. Orthostiche schwinden dabei schliesslich; auch von den neugebildeten setzen sich einzelne (4 L, 12 R) nicht weiter fort; das Ergebnis ist, dass der Ast rechts vom Angularblatt 12 Orthostichen hat, der linke 9. Der Ast rechts hat somit dieselbe Stellung 6 + 6 wie das Fussstück; der Unregelmässigkeiten wegen kostet es jedoch einige Mühe, einen sechszähligen „Wirtel" herauszufinden. Bei dem Fussstück stellen wir einen solchen Wirtel z. B. aus den folgenden Blättern zusammen: erstes Blatt des 1., 3., 5., 7., 9. und 11. Orthostichen, bei dem Ast rechts: höchstes Blatt von 2 LLL, 2 L, 3, 4 R, 6, 6 R. Der Ast links ist durch das Schwinden des 8. und 11. Orthostichen nicht regelmässig zu beziffern.

Bis soweit zeigt das Objekt also die grösste Analogie mit dem Objekt von Kaliwiro; die dichotome Verästelung und die Blattstellung sind genau wie dort. Ein bemerkenswerter Unterschied ist aber schon der Umstand, dass bei unserem jetzigen Objekt die einander zugewandten Seiten der Gabeläste über eine ganze Strecke frei von Blattnarben sind. Bei dem vorigen Objekt war in dem Sattel der Dichotomie nur ein verhältnismässig schmaler Wulst, der von Narben frei war; die Narben der beiden

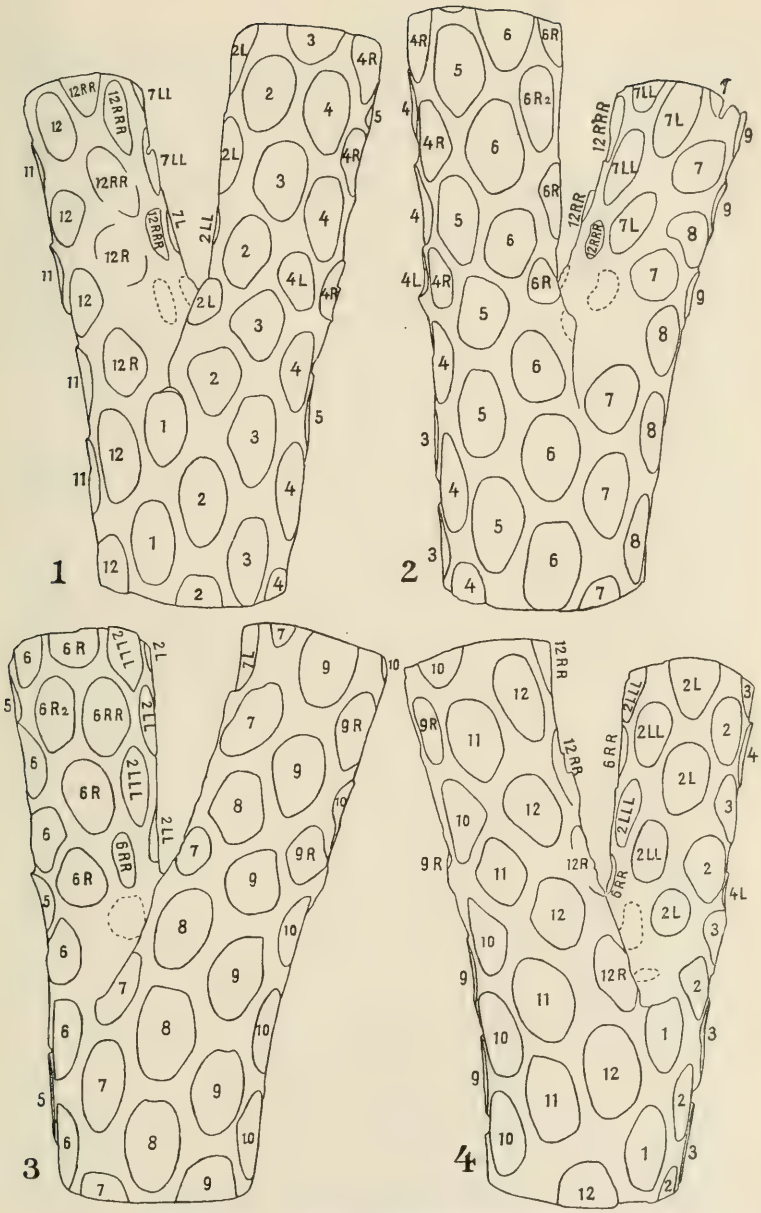


Fig. 3. Objekt von Tjibodas, Oberflächenzeichnung, 1/6 nat. Gr.

Gabeläste näherten sich aber bis auf eine sehr geringe Entfernung. Dieses ist hier nun nicht der Fall, wie die Fig. 3 uns in allen vier Darstellungen erkennen lässt. Bei näherer Betrachtung sind jedoch an den leeren Teilen noch eigentümliche Stellen zu sehen, welche als niedrige Höcker mit unregelmässig runzeliger Oberfläche ein wenig hervorragen. Diese Stellen machten auf mich schon sofort den Eindruck, alsob es Anfänge zur Blattbildung, fehlgeschlagene Blätter wären; wir werden im weiteren noch sehen, dass auch andere Tatsachen ebenfalls nach dieser Richtung weisen.

In unserer Figur 3 sind diese „abortierten Blätter" mit einer punktierten Linie eingezeichnet worden; diejenigen von Fig. 3, 1 und 2 sind auf Tafel VIII und IX auch noch einigermassen zu erkennen.

Dass an diesen leeren Oberflächen die Blätter, oder wenigstens die ausgewachsenen Blätter, fehlen, ist nun nicht zufällig, sondern hängt damit zusammen, dass der Abschluss des Stammes im Sattel der Dichotomie fehlt. Wenn man das Verästelungsstück von oben her betrachtet, so sieht der Sattel der Dichotomie wie Fig. 4 aus; die beiden Gabeläste berühren einander an den beiden Seiten, in der Mitte dagegen ist ein grosser offener Raum W, der mit der harten Wurzelmasse ausgefüllt gewesen ist. Diese Wurzeln waren augenscheinlich von den höheren Teilen ausgehend in den Raum hineingewachsen, die Wand selber hat nämlich im auffallenden Gegensatz zu allen anderen Oberflächen des Stückes keine einzige Adventivwurzel und ebenso keine Spreuschuppen gebildet. Bei dem Herauspräparieren ergab sich deutlich, dass die ganze Wurzelmasse hier die Oberfläche nur lose

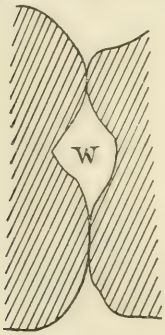


Fig. 4. Objekt von Tjibodas, Sattel der Dichotomie von oben her betrachtet.

berührte statt, wie sonst, durch die dort inserierten Wurzeln eine festere Verbindung mit der Oberfläche zu haben.

Dieser mit Wurzeln ausgefüllte Hohlraum reicht bis an die untere Fläche des Fussstückes in den Markkörper hinein, in der Form eines langgezogenen Trichters von elliptischem Querschnitt. Auf Tafel X, Fig. 1, ist in dem am meisten nach rechts abgebildeten Teil des Objektes dieser Trichter zu erkennen. Behufs näherer Untersuchung wurde nämlich das Verästelungsstück, das schon geborsten war (s. Tafel VIII und IX) ganz in zwei Stücke durchgebrochen; diese Stücke stehen auf Tafel X, Fig. 1, nebeneinander. Darunter, in Fig. 2, ist eine danach angefertigte Umrisszeichnung reproduziert worden, in der die bezeichnenden Buchstaben eingetragen worden sind. Das Mark wurde aus dem Fussstück herausgeholt; ganz links steht der zusammenhängende Teil, der aus dem linken Stück gekommen ist. Der Sattel der Dichotomie verblieb ganz an dem rechten Stück, und auch der grösste Teil des Trichters T, der dort leicht zu erkennen ist. An der unteren Schnittfläche des Objektes war der freie Raum des Trichters nur noch ein schmaler elliptischer Spalt von 25 mm Länge und 8 mm Breite; zweifellos wird der Spalt sich in dem nicht konservierten unteren Stammesteil bald geschlossen haben.

Um die Bedeutung dieser Trichterbildung, von der wir später noch ein zweites Beispiel werden kennen lernen, zu verstehen, ist es notwendig, den Bau dieser Teile etwas näher zu untersuchen. Auf Tafel X ist deutlich zu erkennen, dass ein Teil der Trichterwand T abgebrochen und an dem links stehenden Markteil zurück geblieben ist; in dem rechts stehenden Teil ist dadurch der Trichter geöffnet und ist die darin befindliche Wurzelmasse W zu erkennen. Wenn die Trichterwand eine normale Bekleidung mit einer Epidermis oder jedenfalls den normalen Hautgeweben besitzt, so müssen die Reste davon vielleicht

noch zwischen der Trichterwand und den Wurzeln erkennbar sein. Wenn wir nun ein Stückchen der Trichterwand in Wasser aufweichen und dann Präparate davon anfertigen, so können wir dabei Bilder wie in der oberen Figur auf Tafel XII erhalten. Wir sehen dort rechts noch einen Teil der Rinde einer Wurzel an dem Gewebe der Trichterwand anhaften; die Wurzelhaare der Wurzel sind deutlich zu erkennen. Wir sind somit fast ganz sicher, dass hier keine Gewebeschichten verloren gegangen sind. Eine Epidermis ist hier nicht besonders ausgebildet, wir finden zu äusserst etwa 2 oder 3 Zellschichten von sehr verschiedener Form und Grösse, alle jedoch mit nur wenig verdickten Zellwänden; Längsschnitte zeigen diese Schichten genauso wie Querschnitte, die Zellen sind also als parenchymatische zu bezeichnen. An manchen Stellen fehlen diese 2 oder 3 Zellschichten auch wieder ganz; auf Tafel XII ist dies ganz links deutlich zu beobachten. Innerhalb dieser Schichten sehen wir auf Tafel XII eine grössere Zahl von einigermassen plattgedrückten Zellschichten; diese Schichten ergeben sich auf Längsschnitten als aus nicht sehr langen Fasern bestehend; in anderen Schnitten sind diese Schichten gelegentlich nicht zusammengedrückt. Innerhalb dieser Fasern folgen (auf Tafel XII nicht zu sehen) mehrere unten noch zu erwähnenden Parenchymzelllagen, deren Zellen nachträglich stark verdickt sind; erst dann kommt das eigentliche dünnwandige Markparenchym.

Vergleichen wir diese Oberflächenschichte mit denjenigen der normalen Stammesteile, so finden wir ziemlich grosse Unterschiede. In einem dazu angefertigten Präparat fand ich keine Epidermis, eine aus Spreuschuppen und vielleicht Wurzelhaaren gebildete Masse bekleidete den Stamm. Etwas weiter nach innen kamen dann etwa 8 Zellschichten parenchymatischen Charakters mit mässiger Wandverdickung und grossen runden Tüpfeln; diese Schichten

liessen sich am besten den 2—3 oberflächlichen Schichten der Trichterwand vergleichen. Darauf folgten etwa 25 Schichten Parenchymgewebe mit stark verdickten Wänden mit Tüpfelkanälen, diese grenzten an der Innenseite schon an das gewöhnliche zartwandige Parenchym.

Wenn also der Unterschied zwischen den oberflächlichen Zellschichten der Trichterwand und den normalen Stammesteilen ein ziemlich erheblicher ist, so glaube ich dennoch annehmen zu dürfen, dass die Trichterwand ein verarmtes Hautgewebe des Stammes darstellt. Denn bei dem unten zu beschreibenden Exemplar von Sendoro war das normale Hautgewebe nahezu so wie dasjenige der Trichterwand hier, auch finden wir von Schütze[1]) für *Alsophila crinita* ein Hautgewebe beschrieben und abgebildet[2]), das dem hier betrachteten durchaus ähnlich ist. Nehmen wir also an, die Trichterwand sei ein verarmtes, aber sonst normales Hautgewebe der Pflanze.

In normalen Fällen sind wir immer gewohnt, unterhalb der Hautgewebe und der Rinde die Fibrovasalmassen der Baumfarne zu finden; beiderseits von starken Sklerenchymplatten begleitete Meristelen. Es war nun aus allgemeinen Rücksichten interessant zu wissen, in welcher Weise die Gewebemassen der einander zugekehrten Seiten der beiden Gabeläste ihren Abschluss nach unten fanden; das Objekt wurde deshalb, wie gesagt, entzwei gespalten.

Wenn wir nun Tafel X Fig. 1 näher betrachten, so ist es nicht sehr schwierig, sich darin zurechtzufinden. An der in der Umrisszeichnung mit 1 bezeichneten Stelle sehen wir eine grosse Xylemplatte, welche abgebrochen ist; der höhere Teil ist an dem linken Stück verblieben, der

---

[1]) W. Schütze. Zur physiologischen Anatomie einiger tropischer Farne, besonders der Baumfarne, Inaug. Diss. Berlin 1905 und Beiträge z. wiss. Botanik v. Fünfstück Abt. 2, V 1906.

[2]) l. c. Fig. 1.

niedrigere Teil, der unten noch wieder entzwei gebrochen ist, an dem rechten. Diese Xylemplatte war, wie sonst, äusserlich und innerlich von einer starken Sklerenchymplatte begrenzt (das Phloem und die übrigen weichen Gewebe sind natürlich nicht mehr zu erkennen). Die äussere Sklerenchymplatte (ä) ist in dem rechten Stück hinter dem Xylem zu sehen; unten bei 2 ist sie wieder abgebrochen, nach oben setzt sie sich an den beiden Seiten einer Blattlücke mit je einem Arm fort. Diese Blattlücke ist an dem linken Stück ebenfalls zu erkennen; es ist die Blattlücke des sich darüber befindenden ersten Blattes des Orthostichen 12 R R; die Narbe ist an dem linken Stück noch fast ganz zu sehen. Die innere Sklerenchymplatte i ist zumal links in grosser Ausdehnung zu erkennen, an dem rechten Stück sehen wir davon ebenfalls einen Teil.

Auf der Photographie ist deutlich zu sehen, wie die hier betrachtete Xylemplatte nach unten zu unvermittelt aufhören muss. Die beiden Sklerenchymplatten, die äussere und die innere, schliessen sich, wenigstens in den medianen Teilen des Gabelstückes, zusammen, sodass der Raum für die Meristele schwindet; von dem unteren Rande dieser Sklerenchymplatte gehen dann bloss noch einige Stränge s herunter. Wie weit diese Stränge herunterlaufen, ist nicht so leicht zu erkennen; jedenfalls sehen wir an dem links stehenden Markkörper noch einige dieser Stränge s eine Strecke heruntergehen.

An den beiden Seiten schliessen die Gefässbündel sich jedoch den übrigen Meristelen ganz an; die mit 1 angedeutete Xylemplatte sehen wir in dem rechten Stück rechts zwischen den Sklerenchymplatten nach unten verlaufen, und auch an der anderen Seite, in dem linken Stück rechts ist der Zusammenhang mit den normalen Xylemteilen sehr wahrscheinlich. Das ist hier aber deshalb nicht so leicht zu erkennen, weil in dem linken Stück eine ganz eigentümliche Fasermasse an der mit 3 angedeuteten Stelle liegt,

welche die darunter liegenden Gewebe vollständig verdeckt.

Diese merkwürdige Fasermasse, welche nicht zu den normalen Erscheinungen des Farnstammes gehört, ist auf Tafel XI in etwa natürlicher Grösse dargestellt worden. Um für die Aufnahme einen deutlichen Hintergrund zu erhalten, wurde ein Stück weisses Papier in die Markhöhle des linken Stückes hineingesteckt; dadurch sind die frei herablaufenden Stränge s hier besonders deutlich. Links oben sehen wir noch einmal die beiden schon erwähnten Sklerenchymplatten und ihre Vereinigung nach unten; weil die innere Platte der Länge nach gespalten ist, so hat es den Anschein, alsob diese innere Platte selbst in den Raum für die Meristele eindringt. Von dem Xylem sehen wir hier noch einige Stücke; um die Lage dieser und der übrigen Xylemteile deutlich zu machen, sind in Fig. 3 von Tafel X die Umrisse von Tafel XI verkleinert wiedergegeben worden und darin die Xylemteile schwarz gehalten. Die in dieser Fig. 3 als 1, 2 und 3 angedeuteten Xylemstücke sind normale dicke zusammenhängende Xylemplatten, wie sie sonst in den Meristelen vorkommen; auf Tafel XI sind sie auch deutlich zu erkennen. Anders ist es dagegen mit den als 4-8 bezeichneten Stücken; diese sind viel dünner, unregelmässiger und weniger zusammenhängend. Die Teile sind auf Tafel XI viel weniger gut zu erkennen; ihre etwas dunklere Farbe lässt sie weniger deutlich hervortreten. Die mikroskopische Untersuchung ergab jedoch, dass diese Teile aus denselben Elementen bestanden wie die normalen Xylemplatten. Diese abweichenden Xylemteile werden nun gerade von einer von dem Normalen abweichenden Sklerenchymmasse begleitet; das Sklerenchym ist nämlich ebenfalls durch zahlreiche Öffnungen so durchlöchert, dass es nur noch aus unregelmässig verschlungenen Bündeln besteht.

Durch Vergleichung der beiden Teilstücke, in die das Gabelungsstück gespalten worden ist, war es nun leicht

zu erkennen, dass diese merkwürdige Bildung unvermittelt unterhalb der Hautgewebe eines der blattlosen Teile der Gabeläste gelegen hat, und zwar so, dass ihre höchsten Teile gerade unterhalb eines der „abortierten" Blätter (in Textfig. 3, 2 dasjenige unterhalb des Orthostichen 7 L) kamen. Der Schluss liegt also sehr nahe, dass diese abnormen Xylem- und Sklerenchymteile die Reste der Blattspur des nicht ausgewachsenen Blattes sind. Darin werden wir noch bestärkt, wenn wir an dem Objekt — in den Photographieen ist dieses nicht zu sehen — eine ganz ähnliche Fasermasse an der anderen Seite des Stammes finden, unterhalb der Stelle wo äusserlich ebenfalls ein abortiertes Blatt zu erkennen ist (in Textfig. 3, 1 dasjenige unterhalb des Orthostichen 12 R R). Ob nun diese Blätter deshalb nicht ausgewachsen sind, weil ihre Blattspuren nicht hinreichend entwickelt waren, oder ob die Sache sich eher umgekehrt verhält, ist natürlich nicht zu sagen.

Was hier aber unser besonderes Interesse verdient, ist der Umstand, dass die hier beschriebenen abnormen Xylemteile nach oben und nach unten blind auslaufen. Die als 4 bezeichnete grosse Xylempartie war sicher nach oben nicht mit den anderen Xylemteilen des Stammes in Verbindung, weil die ganze eigentümliche Fasermasse dort lose vor dem äusseren Sklerenchymbelag der Vaskulargewebe lag; dass die als 5 und 7 bezeichneten Partien nach unten keinen Zusammenhang mit den normalen Xylemsträngen gehabt haben können, ergibt sich aus der Betrachtung von Tafel XI sofort.

Diese Teile können höchstens mit den spärlich vorhandenen markständigen Fibrovasalsträngen eine Verbindung gehabt haben, mit den peripheren Meristelen gewiss nicht. Die Bedeutung dieser Erscheinung für unsere Blattstellungstheorie werde ich im letzten Kapitel zu beleuchten versuchen.

Die Unterschiede zwischen den beiden bis jetzt betrach-

teten Objekten, denen von Kaliwiro und Tjibodas, liegen somit, wie wir gesehen haben, hauptsächlich darin, dass bei unserem jetzigen Objekt der Abschluss der Gewebe im Sattel der Dichotomie fehlt, dass wir dagegen eine in das Innere des Stammstückes weit hineinragende Trichterbildung haben und zweitens, dass die dem Trichter am nächsten liegenden Blätter abortiert sind.

Diese beiden Erscheinungen sind wahrscheinlich nicht unabhängig von einander, sondern auf eine einzige Ursache zurückzuführen. Wir können uns z. B. vorstellen, dass der Vegetationspunkt des Stammes vorhin von irgend einer Krankheit befallen war, welche ein weiteres Wachstum beeinträchtigte. Eines der jüngsten gesunden Blätter hat darauf durch Auslösung eines zur Dichotomie führenden Reizes reagiert; dadurch entstanden zwei neue Vegetationspunkte etwas seitlich rechts und links von dem alten, und das Blatt selbst wurde zum Angularblatt. Die beiden neuen Vegetationspunkte waren je an drei Seiten von gesundem Gewebe umgeben; den schon vorhandenen Verbreitungskreisen konnten sich dort neue ungestört anschliessen. Und weil die beiden neuen Vegetationskegel durch das in ihnen vorhandene Knospenagens die Stelle der Neubildung von Verbreitungskreisen und damit das Wachstum des Ganzen beherrschen, so wird das Ergebnis sein, dass an drei Seiten der Gabeläste die Blätter sich denjenigen des Fussstückes ungestört anreihen. Dasjenige Gebiet, das den Sattel der Dichotomie bilden soll, ist aber gerade der kränkelnde Teil; ob die Verbreitungskreise des Blattagens dort entstehen werden oder nicht, hängt von dem Krankheitsgrade ab. Wenn aber keine Blätter angelegt werden, so können auch keine Blattspuren und somit keine vaskularen Gewebe auftreten; wenn dann auch noch das Wachstum in diesen Teilen stark herabgesetzt wird, so muss eine tiefe Einsenkung zwischen beiden Ästen die Folge davon sein.

Ich will natürlich nicht behaupten, dass diese Schilderung in allen Teilen der Wirklichkeit genau entsprechen muss, ich halte es aber für die wahrscheinlichste Vorstellung, welche man sich von dem Vorgang machen kann. Dass der Reiz zur Dichotomie von dem Angularblatt ausgeht, und nicht vielmehr die Lage des Angularblattes durch das Auftreten der Dichotomie bedingt wird, liegt auf der Hand. Denn das Angularblatt, das bei diesen und allen anderen Dichotomien der Farne genau in der Mitte zwischen den beiden Gabelästen liegt, schliesst sich hier, wie sonst, nach unten in ganz normaler Weise den niedrigeren Blättern an.

Wie dem aber auch sein mag, jedenfalls haben wir die Tatsache, dass an den beiden einander zugewandten Seiten der beiden Äste Blätter entstehen, welche nicht wie sonst sich zwei der niedrigeren Blätter anreihen. Diese Blätter, die oben als abortierte Blätter beschrieben worden sind, sind in ihrer Lage höchstens nur an der einen Seite durch das Vorhandensein von Verbreitungskreisen anderer Blätter bedingt; nach der anderen Seite war es das für die Bildung von Verbreitungskreisen durch die Krankheit untauglich gewordene Gebiet, das ihre Ortsbestimmung veranlasste. Wenn man die abortierten Blätter nicht als Blätter betrachten würde, so gilt das hier gesagte natürlich unverändert für die darauf nach oben folgenden entwickelten Blätter. Diese Tatsachen sind für mich bei der Aufstellung der Hypothesen von grosser Bedeutung gewesen. Denn wenn die Lage eines Blattes allgemein durch die Lage von zwei niedrigeren, dem Blatte nicht angrenzenden Blättern bedingt wird, so kann dieses natürlich ganz gut dadurch veranlasst werden, dass den Parastichen in irgend einer Weise wirkliche Existenz zukommt, und das auf den Schnittpunkten dieser Parastichen Blätter entstehen. Dass ich diese Hypothese nicht angenommen habe, sondern zu derjenigen der Verbreitungskreise eines Blattagens über-

gegangen bin, geschah deshalb, weil in diesen Farnen deutlich Blätter vorhanden waren, welche nicht auf einen Schnittpunkt von zwei Parastichen lagen, sondern höchstens auf einem Parastichen.

Ich habe hier nun noch zwei Punkte zu nennen, in denen die Objekte von Kaliwiro und Tjibodas von einander verschieden sind.

Der erste Punkt bezieht sich auf das Mark. Wenn man von einem lebendigen Baumfarn ein Stammstück trocknet, so bleibt dabei von dem Mark nur sehr wenig übrig, es trocknet ein und zerfällt in mehrere Stücke. So war es auch bei dem Objekt von Kaliwiro; das von Tjibodas verhielt sich aber anders. Das Mark war hier nicht, wie sonst, weiss, sondern braun wie Torf, und eine etwa 3 mm dicke periphere Schicht war ganz tief schwarz. Diese Erscheinung hängt augenscheinlich damit zusammen, dass das Objekt erst umgehauen war, nachdem es schon längere Zeit eingegangen war; das Mark hat sich unter dem Einfluss der Absterbungserscheinungen verdickt, zumal in den den Vaskularteilen angrenzenden Schichten. Diese stark verdickten Parenchymzellen waren, wie bereits erwähnt, ebenfalls unter der Hautschicht der Trichterwand vorhanden; die Vaskularmassen fehlten dort, sodass das Mark sofort an das Hautgewebe grenzte. Auf Tafel X ist in Fig. 1 auch zu sehen, wie das Mark ein zusammenhängendes festes Ganze bildet, das seine Form genau einhält.

Der zweite hier noch zu erwähnende Unterschied zwischen den beiden Objekten ist wie der erste, obwohl er an sich sehr beachtenswert ist, für die Blattstellungslehre als solche weniger von Belang. Wenn wir die Bilder von Tafel V und VI mit denjenigen von Tafel VIII und IX vergleichen, so sehen wir, dass in diesem Fall die beiden Gabeläste nur wenig divergieren, einander unten sogar auf eine gewisse Strecke berühren, während

in jenem Fall die Äste sofort ziemlich weit auseinanderweichen. Die Erklärung dieses Unterschiedes muss meines Erachtens in den bei der Ausbildung der peripheren mechanischen Gewebe entwickelten Kräften gesucht werden.

Bei einem normalen unverästelten Stamm werden die Vaskularmassen mitsamt den sie begleitenden Sklerenchymmassen in der Form einer Kuppel mit Oberlicht ausgebildet; bei dem weiteren Wachstum werden sehr wahrscheinlich durch gegenseitig auf einander geübte Kraftwirkungen, die einzelnen, gebogenen Meristelen gerade. Bei den Gabelästen von dem Objekt von Kaliwiro waren nun ringsum solche mechanische Gewebemassen sofort an der Basis vorhanden; bei dem Objekt von Tjibodas dagegen nicht. Weil nun die beiden Gabeläste bei diesem letzteren Objekt augenscheinlich eine Strecke entlang gegeneinander gedrückt worden sind, die Gabeläste bei dem ersten Objekt an der Basis stark divergieren, so könnte man daraus ableiten, dass diese Kraftwirkungen zumal aus longitudinalen Druckbestrebungen in den mechanischen Geweben bestehen.

Wenn dieses so ist, so ist damit zugleich der eigentümliche Wulst, der das Objekt von Kaliwiro in dem Sattel der Dichotomie zeigte, erklärt.

Wahrscheinlich ist auch hier eine gewisse Zone, welche frei von Blättern war, gewesen; unter dem Einfluss der beiderseitigen Druckwirkungen, welche in dem Sattel aufeinander stiessen, ist diese Zone sozusagen plattgedrückt, und zum Wulst geworden.

Das vorige zusammenfassend sehen wir, dass das Objekt von Tjibodas die an dem Objekt vom Kaliwiro gemachten Erfahrungen im allgemeinen bestätigt. Ausserdem haben wir aber gesehen, dass, wahrscheinlich durch zu weit gehende Erkrankung des Gewebes des früheren Vegetationspunktes, der Abschluss der Gewebe im Sattel der Dichotomie mangelhaft werden kann. Dieses hängt mit einigen anderen Erscheinungen zusammen, welche zum

Teil für das theoretische Verständnis der Blattstellungslehre von grosser Bedeutung sind.

Diese Erscheinungen sind das Auftreten von Blättern, welche nicht auf dem Schnittpunkt zweier Parastichen liegen, und die Bildung von Vaskulargeweben unterhalb der abortierten Blätter in solcher Weise, dass diese Gewebe nach unten zu nicht mit anderen Vaskularmassen im Zusammenhang stehen. Schliesslich waren von den Kraftwirkungen, welche bei der Ausbildung des Stammes auftreten, einige Folgen zu sehen, welche uns von diesen Kraftwirkungen einiges aussagen konnten; auf die Blattstellungslehre hatte dies aber keine Beziehung.

III. KAPITEL.

Objekt von Sapoeran.

Das Objekt wurde im September 1905 von Herrn Dr. Koorders im Distrikt Sapoeran (Mittel-Java) entdeckt; es stand am Rande des Waldkomplexes Watoetoek im Dessagebiet Kalikadjar. Der Baum war kurz vorher eingegangen; an den Stämmen waren die vertrockneten Blattstiele noch vorhanden.

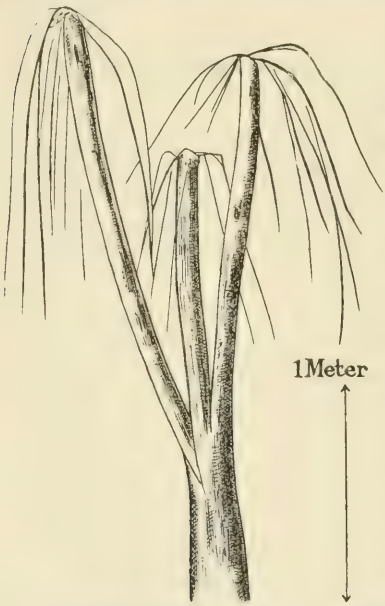


Fig. 5. Habitusskizze von dem Objekt von Sapoeran.

Nebenstehende Figur 5 ist eine Reproduktion einer von Dr. Koorders angefertigten Habitusskizze. Diese ist hauptsächlich deshalb merkwürdig, weil wir daraus erkennen, dass die drei vorhandenen Äste sich nach unten in regelmässiger Weise zu einem einheitlichen Stamm vereinigen. Betrachten wir dagegen Tafel XIII und XIV, wo das Verästelungsstück abgebildet ist, nachdem die Wurzelmasse entfernt worden war, so sehen wir dort, dass

die drei Äste sich nach unten stark verjüngen und nur mit verhältnismässig schmaler Insertion dem Hauptstamme entspringen.

Das Entfernen der besonders harten und festen Wurzelmasse war eine schwierige und langweilige Arbeit, namentlich war die Masse zwischen den Ästen nicht leicht zu entfernen. An der einen Seite war an dem Verästelungsstück schon von vornherein ein schräg durchgekappter Ast zu sehen; dieser stellte sich als der Hauptstamm heraus. (Tafel XIII).

Die gegenüberliegende Seite des Hauptstammes war dagegen unversehrt und von einer mächtigen Wurzelschicht bedeckt; diese Seite war nun merkwürdigerweise konkav statt konvex (Tafel XIV und XV) und war nicht mit Blattnarben besetzt. Diese Seite hatte auch keine einzige Adventivwurzel und keine Spreuschuppen entwickelt, sie war also in jeder Hinsicht denjenigen Stellen der Innenseite der beiden Gabeläste von dem Objekt von Tjibodas, welche ebenfalls keine Blattnarben führten, analog; auch innerlich fehlten im Stamme hier an der einen Seite die vaskularen Gewebe. Wir sehen das deutlich auf Tafel XV, wo das Objekt, von der Untenseite betrachtet, abgebildet worden ist. Der Querschnitt des Stammes, der ziemlich unregelmässig abgebrochen ist, ist durch die Konkavität der einen Seite etwa halbmondförmig; dass an der konvexen Seite ein Stück abgekappt worden ist, ist natürlich ebenfalls zu sehen. An dieser konvexen Seite sind nun, soweit sie nicht durch die genannte Abkappung beseitigt worden sind, deutlich die normalen Vaskulargewebe zu erkennen; zumal rechts ist dies deutlich, links ist es aber auch zu erkennen. An der konkaven Seite dagegen sehen wir nur ein dickes dunkles Hautgewebe, an das das Markparenchym sofort anschliesst.

Wir finden hier also die bei dem Objekt von Tjibodas gemachte Erfahrung bestätigt, dass wenn die Blätter an

irgend einem Stammteil fehlen, auch die dazugehörigen Vaskulargewebe nicht ausgebildet werden.

Man könnte deshalb erwarten, dass das hier gefundene Hautgewebe, das die blattlosen Teile des Hauptstammes bekleidet, dem Hautgewebe der Trichterwand des Objekts von Tjibodas ähnlich sein würde; die Untersuchung hat aber ein anderes ergeben. Die untere Figur auf Tafel XII gibt uns ein Bild eines Schnittes durch ein kleines Stück aufgeweichtes Hautgewebe mitsamt dem anhaftenden Markgewebe; Quer- und Längsschnitte zeigen keine Unterschiede. Auf dem dort wiedergegebenen Bild ist es deutlich, dass die verdickten Zellen, welche das Hautgewebe bilden, untereinander gleichartig sind und dass sie mit dem darunter liegenden Markgewebe in Zellgrösse und Form genau übereinstimmen; betrachten wir die beiden Zellenarten an den Schnitten etwas näher, so finden wir ganz ähnliche ziemlich grosse Zwickel in den Ecken, und zahlreiche kleine Tüpfel, welche in den verdickten Zellen als bisweilen verästelte Tüpfelkanäle zu beobachten sind. Die Bilder sind denjenigen des verdickten Markgewebes von dem Objekt von Tjibodas sehr ähnlich, und wir können daher kaum fehlgehen, wenn wir das ganze „Hautgewebe" als nachträglich umgeändertes Parenchym betrachten; die ganze Bildung wäre wohl in Analogie des Wundkorkes als Wundsklerenchym zu benennen. In dem hier abgebildeten Stück sind die Parenchymzellen ohne Formveränderung verdickt; an anderen Stellen sind sie jedoch vorher in radialer Richtung gestreckt worden. Weil die Parenchymzellen ziemlich gross sind (100—200 μ), so sind, wenn sie sich verdicken, die tiefschwarzen Zellen mit der Lupe sehr gut an den Bruchstellen des Hautgewebes zu erkennen; an vielen Stellen sind es nun schwarze zur Oberfläche meist senkrechte Palissaden. Durch die eigentümliche schwarze Farbe macht dieses Gewebe für das unbewaffnete Auge den Eindruck einer verkohlten Gewebeschicht.

In welcher Weise schliessen die vorhandenen Äste sich nun diesem eigentümlichen Fussstück an?

Ehe wir dieses untersuchen, bemerke ich zunächst, dass es unterhalb der drei grossen, sofort auffallenden Äste noch eine eigentümliche Bildung gibt, welche als vierter Ast betrachtet werden kann; wir finden diese Bildung an der Konkavseite des Fussstückes; auf Tafel XIV ist dieser „Ast" gut zu beobachten, ebenso auf Tafel XV. Die drei grösseren Äste stehen nicht alle drei gleich hoch; derjenige der auf Tafel XIV am meisten rechts steht, ist niedriger inseriert als die beiden anderen; diese beiden letzten sind dagegen gleich hoch gestellt. Die Weise, in der diese beiden Äste dem Hauptstamm entspringen, ist auf Tafel XIII sehr gut zu beobachten; zwischen den beiden dort dem Beobachter zugekehrten Ästen steht ein Blatt des Hauptstammes, genau so wie ein Angularblatt bei einer Dichotomie stehen muss. Wir können diese beiden Äste also sehr gut als durch Dichotomie entstanden betrachten. Wie verhält sich dieses aber bei den beiden niedrigeren Ästen?

Um uns das klar zu machen, betrachten wir zunächst die umstehende Textfigur 6, in der die Blattstellungsverhältnisse des Fussstückes dargestellt worden sind. Die gerade Linie rechts und links ist die Linie, nach der die Oberfläche aufgeschnitten gedacht ist; der mit B angedeutete Teil ist die blattleere konkave Oberfläche, der mit F angedeutete Teil ist der durch die Abkappung fehlende Teil. Die Blattstellung, welche in diesem letzteren Teil vorhanden gewesen sein wird, war noch leicht zu finden; die punktierten Kreisbogen stellen diese Blätter dar. Weil jedoch der untere Rand des blattleeren Teiles B nicht vorhanden war, so war eine Bezifferung der Organe nicht möglich; es sind nur die Blattnarben nach den Parastichen als o, m, m + n u.s.w. angedeutet worden.

Das Blatt 3m — 2n war nun das eben erwähnte

Angularblatt für die beiden höchsten Äste; diese Äste sind hier als III und IV angedeutet worden. Der kleine, sozusagen fehlgeschlagene Ast I war neben das Blatt m + n gestellt und hatte selber keine deutlichen Blattnarben; der Ast II stand in ähnlicher Weise neben dem Blatte 4 m + n. Vergleichen wir nun die Stellung dieser Äste mit derjenigen von den beiden höchsten Ästen, so ist die Übereinstimmung sehr gross. Ast III und IV stehen zu ihrem

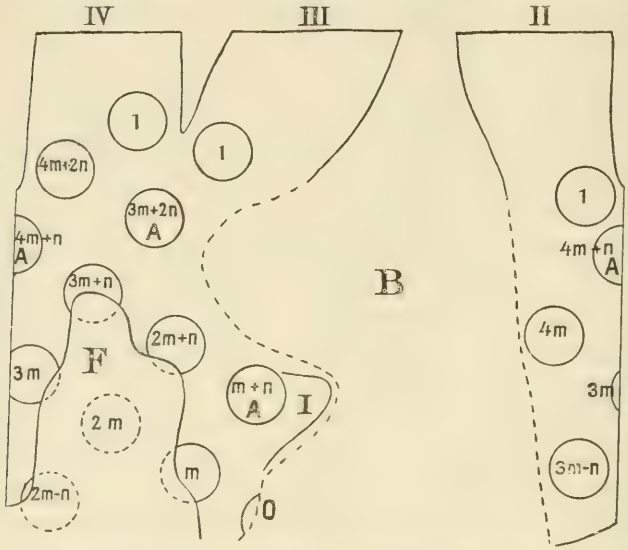


Fig. 6. Schematische Darstellung der Blattstellungsverhältnisse des Fussstückes.

Angularblatt 3m + 2n in demselben Verhältnis wie Ast II zu Blatt 4m + n und Ast I zu m + n; der Unterschied ist nur, dass, während das genannte Angularblatt in der Mitte zwischen zwei ebensogrossen Ästen steht, das Blatt 4m + n sich zwischen einem kleineren Ast und einem grösseren Komplex (die gemeinsame Basis von III und IV) befindet und das Blatt m + n zwischen einem fehlgeschlagenen Ast und der Fortsetzung des Hauptstammes

steht. Die Stellung von Ast I und II ist nach den bisherigen Auffassungen eine seitliche, die von III und IV eine durch Dichotomie bedingte. Wir erhalten aber stark den Eindruck, dass diese beiden Verästelungsweisen hier ineinander übergehen und dass sie durch den gleichen Vorgang bedingt werden, im Grunde also gleich sind.

Ich komme auf diese sehr wichtige Frage unten im letzten Kapitel ausführlich zurück, hier müssen wir aber noch die Blattstellung der Äste und ihren Anschluss an diejenige des Hauptstammes besprechen.

Der zweite Ast (auf Tafel XIII der hintere, auf Tafel XIV der rechte) hatte etwa $\frac{5}{13}$ Stellung; die Blattnarben stehen nicht miteinander in Kontakt; der Kontakt der Verbreitungskreise ist ein Kontakt der Hauptreihe gewesen, wahrscheinlich $2 + 3$ oder $3 + 5$. Um dieses zu verdeutlichen, gebe ich Fig. 7, welche nach Tafel XIV angefertigt worden ist. Der Hauptstamm und der Ast I sind weiss gelassen, die Äste II—IV sind in verschiedener Richtung schraffiert, mit Ausnahme der Blattnarben. An Ast II ist nun deutlich zu sehen, wie der Ort von Blatt 23 entweder durch 21 und 20 (System $2 + 3$) oder durch 18 und 20 (System $3 + 5$) bedingt gewesen sein muss. Das erste Blatt dieses Astes ist nur in Fig. 6 zu sehen, es steht in der Nähe des Angularblattes $4m + n$; die weiteren Blätter des Astes sind in Fig. 6 nicht angegeben worden. Wenn man die Basis von Ast II nun genau betrachtet, so finden sich dort noch einige etwas verdickte, unregelmässig warzige Stellen, welche den Eindruck machen, alsob dort abortierte Blätter vorhanden sind. Versuchen wir diese Blätter in die Bezifferung der höheren Blätter einzureihen, so finden wir, dass diese Stellen die Zahlen o, -3 und -1 erhalten müssen; auf Tafel XIV ist die Stelle -1, welche auch in Fig. 7 angedeutet worden ist, noch einigermassen zu erkennen. Weil diese Auffassung als abortierte Blätter durch die — später ausgeführten —

Beobachtungen an dem Objekt von Tjibodas sehr viel an Wahrscheinlichkeit gewonnen hat, so zögre ich nicht, die beobachteten Stellen als solche fehlgeschlagenen Blätter zu beschreiben.

Der Ast III hatte dieselbe Blattstellung 2 + 3 oder 3 + 5, vielleicht sogar bisweilen 5 + 8, der Ast war mit dem vorigen homodrom und zeigte keine abortierten Blätter.

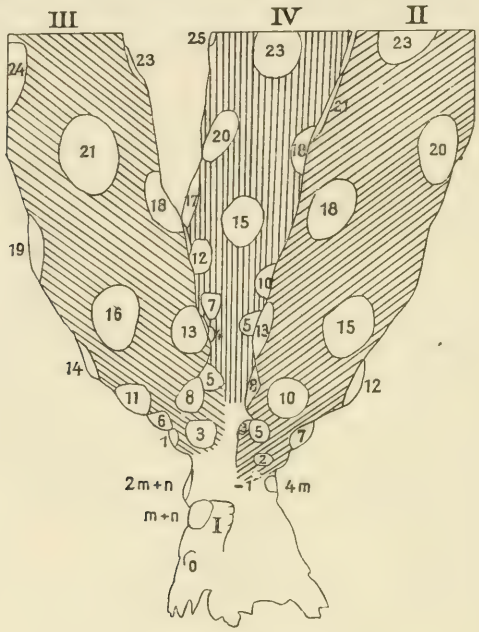


Fig. 7. Blattstellungsverhältnisse der Äste.

Der vierte Ast hatte eine ähnliche, aber mit den vorigen Stellungen antidrome Anordnung der Blätter; beide Äste, III und IV, kehrten ihr erstes Blatt dem gemeinschaftlichen Angularblatt zu (Fig. 6). Abortierte Blätter an der Basis fehlten, dagegen ist es sehr merkwürdig, dass Blatt 2 dieses Astes ganz fehlte, sodass an seiner Stelle keine einzige Spur eines Blattes zu finden war. Wenn man auf

Fig. 7 den Parastichen 17, 12, 7 nach unten verfolgt, so hätte dort 2 liegen müssen; das einzige, was wir sehen ist aber, dass die Blätter 4 und 5, welche sich darüber entwickeln mussten, einander viel mehr genähert sind, als sonst der Fall sein würde. Der Parastiche 20, 15, 10, 5 macht daher einen Knick bei 10, ebenso wie 10, 7, 4 sich bei 7 umbiegt. Bei den höheren Blättern finden wir dagegen fast gar keine Abweichung der regelmässigen Stellung; 20 steht noch etwas zu niedrig, 25 aber nicht mehr. Ich glaube daher, dass an der Stelle von Organ 2 sich zwar ein Verbreitungskreis entwickelt hat, dass das Blatt selber aber abortiert ist. Weil dadurch für die Bildung der benachbarten Blätter und ihrer Vaskularmassen ein übermässig grosser Raum vorhanden war, so sind 4 und 5 einander genähert und sind auch die höher gestellten Blätter 10 und 15 etwas weniger emporgewachsen; auf die noch höheren Blätter hat die Anomalie aber selbstverständlich keinen Einfluss gehabt. Wenn dagegen Blatt 2 nicht abortiert wäre, sondern wirklich fehlte, wenn also an der Stelle kein Verbreitungskreis gebildet worden wäre, so hätte dieses auf die Stellung der höheren Blätter tiefgreifenden Einfluss ausüben müssen.

Sind also die Stellungen der Blätter an den drei grossen Ästen — von den abortierten Blättern abgesehen — etwa dieselben, so ist die Weise, in der sie sich den Blättern des Hauptstammes anschliessen, nicht ganz gleich. Von einem Folgen der einzelnen Parastichen des Hauptstammes auf den Ästen, wie bei den beiden vorigen Objekten, ist hier, wo die Zahl der übrig gebliebenen Parastichen eine so geringe ist, und wo ausserdem die abortierten Blätter störend eingreifen, nicht die Rede; bemerkenswert bleibt jedoch der Umstand, dass die beiden links von ihrem Angularblatt stehenden Äste (II und IV) antidrom sind.

Wenn wir die an diesem Objekt gemachten Beobachtungen in ihrer Gesamtheit überblicken, so taucht die Frage

auf, wie wir uns den Ursachenkomplex zu denken haben, der diese Erscheinungen bedingt hat.

Wir können dann zunächst sagen, dass der Baum in einem noch jugendlichen Stadium durch irgend eine Krankheit befallen sein muss, welche dem Vegetationskegel an seiner einen Seite sehr stark geschadet hat, so stark, dass die Bildung von Blättern an dieser Seite nicht mehr möglich war. Wahrscheinlich ist darauf von mehreren Blättern der Reiz zur Dichotomie ausgegangen, einmal von dem als m — n angedeuteten Blatt, einmal von 4m — n und einmal von 3m — 2n. Der erste Versuch zur Dichotomie, von m — n, ist gescheitert, weil der eine Ast keine Blätter hervorbrachte und sich somit nicht weiter entwickelte; der andere Ast war die Fortsetzung des Hauptstammes. Der zweite Versuch gelang besser; der dritte endlich spaltete den übrig gebliebenen lebensfähigen Teil des Vegetationskegels in zwei gleiche Teile. Durch die sehr starke Schädigung der ganzen Pflanze waren die drei Äste anfangs ziemlich dünn; alsbald wurden sie aber alle drei bedeutend dicker, sodass die Krankheit augenscheinlich nach einiger Zeit völlig überwunden gewesen sein wird.

Es ist nun natürlich sehr gut möglich, dass schon eher ein Versuch zur Dichotomie gemacht worden ist, und dass der oben beschriebene blattlose Teil schon dem Sattel einer Dichotomie entspricht; weil der Stamm nicht ganz konserviert ist, ist das nicht mehr festzustellen; für wahrscheinlich halte ich es aber nicht.

Theoretisch sind unsere in diesem Kapitel beschriebenen Beobachtungen nach folgenden Richtungen hin von Bedeutung. Erstens bestätigen sie uns einige an den vorigen Objekten gemachte Erfahrungen, nämlich die Existenz der teilweise noch erkennbaren abortierten Blätter, und die Tatsache, dass, wo die Blätter fehlen, auch die Vaskulargewebe nicht ausgebildet werden.

Zweitens haben wir hier einen eigentümlichen Übergang

zwischen Dichotomie und seitlicher Verästelung gefunden, welche ohne nähere Vergleichung mit anderen Objekten ihrer morphologischen Bedeutung nach noch nicht zu würdigen ist und von welcher im letzten Kapitel noch ausführlich die Rede sein wird.

IV. KAPITEL.

Objekt von Sendoro.

Dieses Objekt wurde von Herrn Koorders in einer alten Wildholzkultur Poesoeng Malang am Rande einer Cinchona-Pflanzung bei Anggong Gondok auf dem Goenoeng Sendoro entdeckt; Fig. 8 ist eine Reproduktion einer von Dr. Koorders gemachten Habitusskizze.

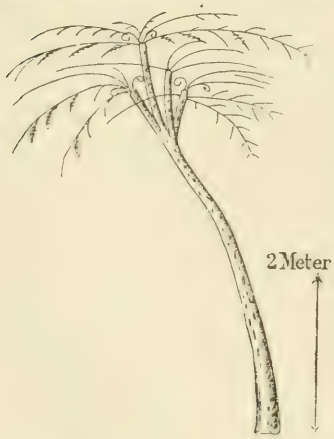


Fig. 8. Habitusskizze des Objektes von Sendoro.

Wie von dem Objekt von Kaliwiro wurde auch hier von Herrn Dr. Koorders Herbariummaterial gesammelt, deren spätere Bestimmung durch Herrn van Alderwerelt van Rosenburgh ergeben hat, dass dieses Exemplar der nämlichen Art und Varietät angehörte wie jenes, nämlich *Alsophila glauca* Sm, var. *setulosa* Hassk. [1]).

Die höheren Teile des Stammes mit den Verästelungsstellen wurden im September 1905 gesammelt und auf meine Bitte von Herrn Koorders nach Buitenzorg geschickt; Prof. Treub war dann so freundlich die einzelnen Stücke in

[1]) Vgl. Koorders—Schumacher, l. c. § 2 a.

Alkohol konservieren und weiter nach Holland besorgen zu lassen. Für die Untersuchung könnte es nämlich vorteilhaft sein, auch das Innere des Stammes noch beobachten zu können; ich hatte deshalb gebeten, eines der Exemplare in Alkohol zu konservieren.

Fig. 8 zeigt uns schon, dass das hier betrachtete Objekt

Fig. 9. Bezeichnung der Lage der verschiedenen Äste.

reicher verästelt war als die vorigen; noch besser geht dieses aus Fig. 9 hervor. Für die Konservierung musste das Objekt natürlich in einige Stücke zerlegt werden: in Buitenzorg wurde dabei Fig. 9 angefertigt zur Erleichterung der Bezeichnung der Stücke. Wir sehen dort, dass

nicht weniger als 7 grössere Äste und einige kleinere dem Stamm in etwa derselben Höhe entspringen. Von den grösseren Ästen wurden die höheren Teile abgesägt und getrennt für sich konserviert, während von dem Stamm unterhalb des Verästelungsstückes noch zwei Teile ebenfalls bewahrt geblieben sind. Einer der sieben Äste, der grösste (2 in Fig. 9) stellte sich später als die Fortsetzung des Hauptstammes heraus. Weil der abgetrennte höhere Teil seiner Länge wegen noch wieder in drei kleinere Stücke zerteilt worden war, so hatte ich von dem Hauptstamm sechs aneinander anschliessende Stücke; die Längen dieser Stücke waren, von unten gerechnet 40, 20, 33 (das Verästelungsstück) 75, 48 und etwa 11 cm (der abgeschätzte Stammteil in dem Endstück mit dem Vegetationskegel). Insgesamt war also von dem Hauptstamm 2,27 m konserviert. Diese sechs Stücke werde ich im Folgenden als Stück A, B, . . F andeuten. Für die Untersuchung war es natürlich wieder notwendig die meisten Teile aus der umhüllenden Wurzelmasse herauszupräparieren; die Metamorphose, welche das Verästelungsstück dabei erfahren hat, geht aus der Vergleichung von Fig. 9 mit Tafel XIX genügend hervor.

Stück A. Das niedrigste Stück A, das von einer Verästelung noch keine Andeutung zeigte, ist nicht auf den Tafeln abgebildet worden; seine Oberflächenzeichnung habe ich aber in ähnlicher Weise wie bei dem grossen Stück von Kaliwiro mittelst Karbonpapier auf ein Papier übertragen; Fig. 10 ist eine verkleinerte Reproduktion davon. Wir sehen dort eine spiralige Blattstellung ohne Kontakte; die Verbreitungskreise müssen aber den Kontakt 4 — 5 gehabt haben; die Blattnarben lassen sich leicht nach 4 — 5 beziffern. Ganz regelmässig ist die Stellung nicht, da z. B. Blatt 8 niedriger liegt als 7, 17 niedriger als 16, 22 niedriger als 20 und 21, während dagegen die Blätter 11, 16 bezw. 20 bedeutend höher liegen als 10,

15 bezw. 19. Die 4- und 5-zähligen Parastichen sind jedoch hinreichend regelmässig ausgebildet.

Die Narbe von Blatt 26 ist in Fig. 10 anders als die anderen dargestellt worden; an dem Objekt war nur der rechte untere Teil der Narbe normal ausgebildet, der sonstige Teil aber war nicht zu erkennen, weil sich dort eine grosse Wundstelle zeigte. Diese Stelle ist in Fig. 10 schraffiert dargestellt worden. Der normale Teil zeigte in üblicher Weise die Fibrovasalstränge; es ist somit ein

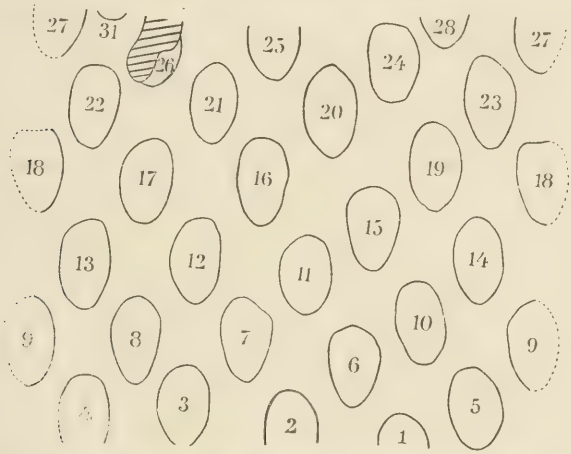


Fig. 10. Oberflächenzeichnung von Stück A, 1/7 nat. Gr.

Blattstiel zweifellos vorhanden gewesen, wahrscheinlich ist dieser aber sehr früh teilweise erkrankt oder zerstört. Weshalb diese Verwundung hier als sehr wichtig zu betrachten ist, werden wir sofort sehen.

Stück B. Das zweite Stück ist auf den Tafeln dreimal abgebildet worden, auf Tafel XVI und XVII von zwei gegenüberliegenden Seiten, auf Tafel XVIII von unten her gesehen. Das Stück, das anfangs ganz normal und einheitlich aussah, stellte sich, nachdem es freipräpariert worden war, als ein sehr eigentümliches Stück heraus,

indem es an der einen Seite eine nicht gelungene Verästelung zeigte. Auf Tafel XVI sehen wir rechts einen kleineren, nicht weiter ausgewachsenen Gabelast, links einen grösseren, der sich ganz in die Verlängerung des Fussstückes gestellt hat; zwischen den beiden Ästen ist, ganz wie in den vorigen Fällen, ein Angularblatt deutlich zu erkennen.

Tafel XVII zeigt dasselbe Stück von der anderen Seite, und wir sehen dort, dass zwei Blattnarben, rechts und

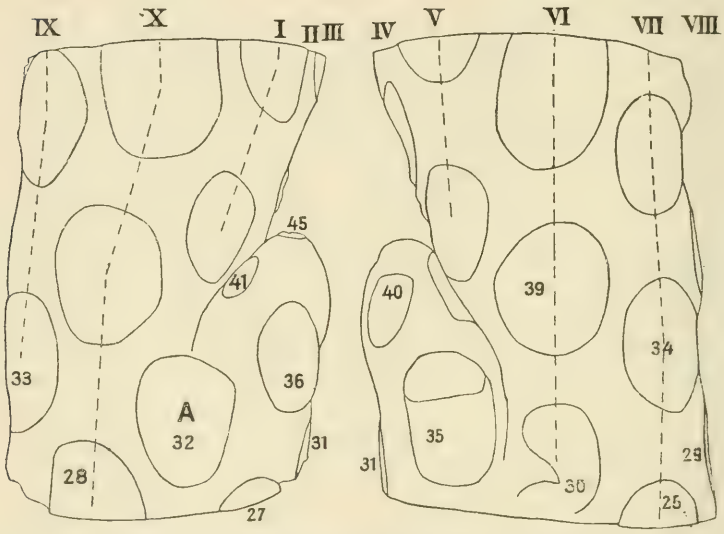


Fig. 11. Blattstellungsverhältnisse von Stück B.

links von dem unteren Ende der Spalte zwischen den Ästen, nicht normal ausgebildet worden sind, sondern dass hier eine ähnliche Krankheitsstelle vorhanden ist, wie bei Stück A beschrieben wurde. Die Weise in der Stück A und B aneinander passen, ist aus Fig. 11 zu erkennen. In Fig. 11 sind die Umrisse von Tafel XVI und XVII in verkleinertem Massstabe wiedergegeben wor-

den, die unteren Blätter sind dabei in Anschluss an Fig. 10 beziffert worden.

Das Blatt 26, das dort nicht normal ausgebildet war, hat unten zwischen den Blättern 35 und 30 gelegen; es lag also gerade unterhalb der Spalte zwischen den beiden Ästen.

In Übereinstimmung mit den in den vorigen Kapiteln entwickelten Ansichten können wir uns hier die Verhältnisse so zurechtlegen, dass im Vegetationskegel, etwa an der Stelle des Blattes 26, sich irgend ein schädlicher Einfluss bemerkbar gemacht hat; dass dann das um etwa 120° seitlich entfernte Blatt 32 dadurch zur Einleitung einer dichotomischen Verästelung geführt wurde. Bei dieser Verästelung verblieb das erkrankte Gebiet an dem einen Ende des Sattels der Dichotomie; die beiden Äste waren an dieser Seite noch teilweise erkrankt (Blatt 30 und 35). Der eine Ast hat dann, entweder weil er noch zu sehr von der Krankheit beeinträchtigt war, oder aus anderen Gründen, sein Wachstum nicht fortsetzen können; er hat keinen Vegetationskegel ausgebildet. Der andere Ast, der etwa zwei Drittel des alten Vegetationskegels erhalten hatte, hat sich ganz in der Verlängerung des Fussstückes fortbilden können.

Mit dieser Auffassung stimmt auch die Tatsache, dass hier wieder, gerade wie bei dem Objekt von Tjibodas, und in Abweichung von dem Objekt von Kaliwiro, im Sattel der Dichotomie gar kein Abschluss stattgefunden hat; zwischen den beiden Ästen war ein mit Wurzeln vollgewachsener Trichter, durch den man auf Tafel XVIII hindurchsieht. Auf Tafel XVIII hat es den Anschein, alsob der Trichter unten weiter ist als oben, dass es also ein verkehrter Trichter ist. Dieses ist aber nur dadurch entstanden, dass zwischen dem Zersägen des Baumes und dem Konservieren in Buitenzorg einige Zeit vergangen ist, während der das Gewebe teilweise eingetrocknet und ge-

zogen ist. Die den Trichter ausfüllende Wurzelmasse war aber nicht im mindesten gezogen; der Sägeschnitt dieser Wurzelmasse lag noch vollkommen in derselben Fläche wie derjenige der Vaskularmassen des Stammes; die Trichterwand war dagegen bedeutend gezogen, wie auch Tafel XVIII, obwohl die Wurzeln entfernt worden sind, doch noch erkennen lässt. Aus der Wurzelmasse, welche gewissermassen einen genauen Ausguss der Trichterhöhle bildete, war zu erkennen, dass die spaltförmige, oben etwa $6^1/_2$ cm breite Trichterhöhle in der Schnittfläche nur noch 4 cm breit war und nur noch 0,4 cm dick. (drei cm höher noch 1,5 cm dick.)

An Stück A war die nur einige mm tiefe Fortsetzung des Trichters ebenfalls zu erkennen.

Bei dem Objekt von Tjibodas haben wir ausführlich untersucht, in welcher Weise die Meristelen der Blätter, welche an den einander zugewandten Seiten der Gabeläste gestellt waren, nach unten zu aufhörten; eine derartige Untersuchung habe ich hier nicht ausgeführt. Jedenfalls macht Tafel XVIII uns aber klar, dass die beiden Gabeläste um den Trichter herum keine Vaskularmassen ausgebildet hatten; wir finden auf Tafel XVIII die Trichterwand unvermittelt vom Markparenchym umgrenzt.

Nach dem bei dem Objekt von Tjibodas gefundenen lag es nahe, die Trichterwand anatomisch zu untersuchen; diese Untersuchung hat ergeben, dass die Trichterwand hier kein schwach entwickeltes Hautgewebe war, sondern ein echtes Wundsklerenchym. Die Zellen dieses Sklerenchyms sind augenscheinlich wieder aus normalen Parenchymzellen hervorgegangen, unter dem Einfluss des Wundreizes. Die 100—150 μ grossen rundlichen zartwandigen Parenchymzellen sind dabei erst alle in zur Oberfläche senkrechter Richtung ausgedehnt, bis z. B. 500 μ; manche von ihnen haben dabei eine Teilung erfahren. Die Wanddicke ist für eine einzelne Wand

20—40 μ; die Tüpfel sind wieder in lange schmale Kanäle umgewandelt.

Wahrscheinlich ist also die Krankheit bei unserem jetzigen Objekt schwerer gewesen als bei dem Objekt von Tjibodas; die hier vorkommenden abnormen Blattnarben sowie der Abschluss des Sattels durch Wundsklerenchym statt durch ein Hautgewebe weisen beide daraufhin.

Die abnorme Blattnarbe 35 auf dem nicht ausgewachsenen Gabelast ist nur in seinem oberen Teil normal und mit Narben von Fibrovasalsträngen versehen, der untere Teil ist jedoch von einer eigentümlichen, vorstehenden, warzigen Masse verdeckt, welche bei anatomischer Untersuchung aus verdickten Zellen besteht, die dem Wundsklerenchym ähneln, aber viel kleiner sind (etwa 50 μ, die gedehnten Formen bis 200 μ lang, 40—50 breit.) Das andere abnorme Blatt, 30, ist an der rechten Seite normal, links aber zeigt es ein ziemlich tiefes Loch, das mit Wurzeln ausgefüllt war und somit schon während des Lebens des Baumes entstanden ist. Ein ähnliches Loch war noch rechts von Blatt 31 vorhanden.

Alle diese abnormen Blätter sind also merkwürdigerweise teilweise normal; dass Blattstiele vorhanden gewesen sind, ist nicht anzuzweifeln. Wahrscheinlich sind aber auch diese Blattstiele nur einseitig gesund gewesen.

Die Blattstellungsverhältnisse der beiden Gabeläste schliessen sich denjenigen der vorigen Objekte genau an; die auf dem Fussstück vorhandene Basis wird auf den beiden Ästen nach den gewöhnlichen Prinzipien weiter fortgesetzt. Auf dem kleinen Gabelast stehen dabei nur wenige Blätter, die nach den vorhandenen Parastichen des Fussstückes als 35, 36, 40, 41 und 45 bezeichnet werden könnten. Letztgenanntes Blatt, 45, steht in eigentümlicher Stellung so, dass die Basis der Narbe höher steht als der dem Trichter zugekehrte Gipfel der Narbe; die Orientierung der Gefässteile in der Narbe ist aber nicht geändert.

Der andere Gabelast, auf dem 5 von den vorhandenen 9 Orthostichen des Fussstückes übergehen, hat an der Sattelseite unter einseitigem Anschluss an die niedrigeren Blätter 5 neue Orthostichen ausgebildet, sodass deren Zahl sich nunmehr auf 10 beläuft; diese sind in Fig. 11 mit römischen Ziffern bezeichnet und teilweise durch punktierte Linien hervorgehoben. (I—V sind die neuen, VI—X die alten Orthostichen).

Eine Bezifferung der Narben nach 4 + 5 ist dadurch nicht mehr möglich; eine solche nach 5 + 5, welche bei zehn Orthostichen sonst leicht möglich wäre, ist durch vorhandene Unregelmässigkeiten ebenfalls nicht gut durchzuführen.

Im zweiten Kapitel, über das Objekt von Tjibodas, habe ich darauf hingewiesen, dass die beiden Gabeläste dort viel weniger stark divergierten als bei dem Objekt von Kaliwiro, und dass dieses wahrscheinlich seine Erklärung darin finden muss, dass die sich ausbildenden Meristelen longitudinale Druckwirkungen ausüben. Bei unserem jetzigen Objekt ist es nun wieder sehr auffallend, dass die beiden Äste einander etwa parallel sind und dass der schwächere Ast deutlich dem stärkeren angedrückt ist (vergl. Tafel XVII). Dass der stärkere Ast die Verlängerung des Fussstückes bildet, ist auch ganz einleuchtend, weil der Ast auf mehr als die Hälfte des Umkreises des Fussstückes aufgesetzt ist; wenn derartige longitudinale Druckwirkungen existieren, so mussten diese den Ast genau so richten, wie er auch gestellt ist.

Stück C. Das am reichsten verästelte Stück C, das auf Tafel XIX und XX abgebildet worden ist, ist vielleicht das merkwürdigste Stück der ganzen Sammlung. Um die Verhältnisse näher beleuchten zu können, habe ich wieder Umrisszeichnungen nach den beiden Tafeln hergestellt, welche in Figur 12 reproduziert worden sind. Die Blattstellung des Hauptstammes war auf Stück B in den höheren

Teilen eine solche mit zehn Orthostichen; diese Orthostichen lassen sich auch hier verfolgen und sind wie dort durch die Zahlen I—X angedeutet worden. Die Stellung ist jedoch nach wie vor mehr oder weniger unregelmässig, sodass die fünfzähligen Wirtel, welche man abzählen könnte, nicht sehr deutlich hervortreten. Die Unregelmässigkeiten werden schliesslich so gross, dass in der oberen Hälfte zwischen X und I ein überzähliges Blatt auftritt, das mit XI bezeichnet worden ist (Fig. 12 A); dieser elfte Orthostiche behauptet sich nach oben in Stück D nicht.

Ist also die Blattstellung dieses Stückes an sich nicht besonders bemerkenswert, so ist dagegen die Bildung einer grossen Zahl von Seitenästen um so merkwürdiger. Diese Äste, welche grossenteils mit verhältnismässig sehr dünnen Insertionen dem Hauptstamm entspringen, waren alle in der besonders harten Wurzelmasse eingebettet, und erst die Präparation brachte die Verhältnisse ans Licht. Nur an einer Stelle habe ich mit Rücksicht auf die Festigkeit einen Teil der Wurzelmasse gespart; dieser Teil ist auf Tafel XIX und besser noch in Figur 12 A als eine Brücke zwischen dem dort nach vorn stehenden Ast und dem Hauptstamm zu sehen (in Fig. 12 schraffiert).

Die Äste oder die Knospen — denn am Hauptstamm finden sich ebenfalls mehrere unausgetriebene Knospen — sind an verschiedenen Seiten des Stammes entwickelt; ich werde die verschiedenen Orthostichen des Hauptstammes, an denen sich Seitenäste entwickelt haben, je nacheinander behandeln. Bevor ich dazu übergehe, möchte ich jedoch einiges sagen von der mutmasslichen Ursache der sonst bei Baumfarnen so seltenen Verästelung. Wahrscheinlich ist diese hier dadurch entstanden, dass, nachdem durch die Erkrankung eines Teils des Vegetationskegels das Blatt 32 zur Veranlassung einer Verästelung gereizt worden war, und nachdem diese durch 32 veranlasste Dichotomie

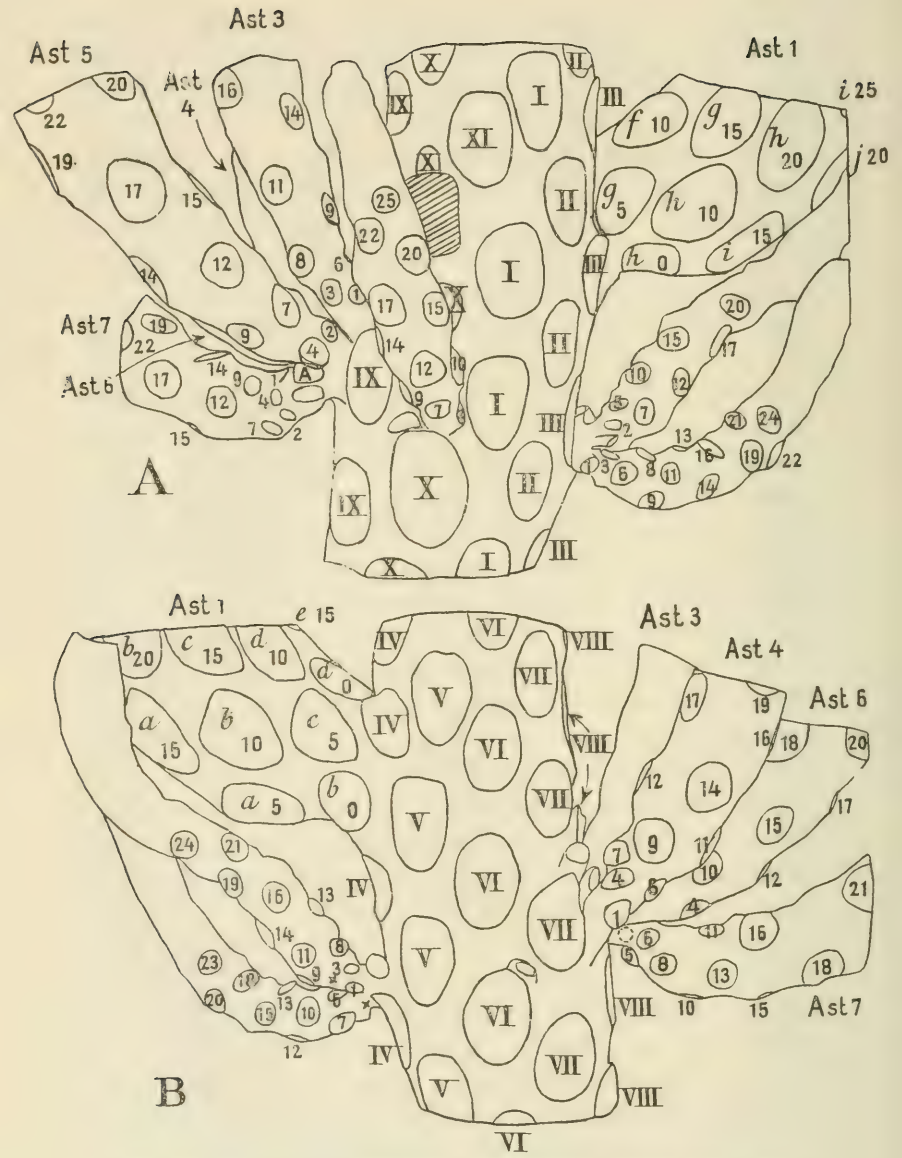


Fig 12 Blattstellungsverhältnisse von Stück C und seinen Ästen.

fehlgeschlagen war, durch den immer noch vorhandenen Krankheitsprozess eine gewisse Zahl weiterer Blätter ebenfalls zur Einleitung von Verästelungen gereizt wurde. Weshalb wir dieser Mutmassung eine gewisse Wahrscheinlichkeit nicht absprechen können, wird aus dem folgenden noch deutlicher werden.

Die Blätter der drei ersten Orthostichen stehen nicht mit Seitenästen in Verbindung, sodass wir mit den Blättern des vierten Orthostichen anfangen können. Das erste Blatt dieses Orthostichen (auf diesem Stück C) hat an der linken Seite (Fig. 12 B) zwei ausgewachsene Äste neben sich stehen; bei näherer Untersuchung stellt sich heraus, dass auch noch zwei Knospen vorhanden sind, sodass insgesamt vier Knospen sich neben diesem Blatt entwickelt haben. Die beiden ausgewachsenen Äste sind in den Figuren deutlich zu erkennen; in Fig. 12 ist auch die Blattstellung dieser Äste mit eingetragen und sind die Blattnarben beziffert. Die Äste haben beide eine spiralige Stellung und zwar ohne Kontakte der Insertionen, nach dem System 2 + 3, 2 + 3 + 5 oder jedenfalls ein benachbartes System der Hauptreihe. Die beiden Äste sind dabei einander antidrom, der untere ist schraubig, der obere gegenschraubig. Beide Äste haben weiter noch dieselbe Eigentümlichkeit wie Ast IV von dem Objekt von Sapoeran, dass nämlich bei beiden ein Blatt fehlgeschlagen ist. In dem unteren Ast fehlt das Blatt 2, in dem oberen das Blatt 6 vollständig, ohne dass dieses auf die Stellung der weiteren Blätter Einfluss hat. Die Stellen, an denen die Blätter hätten stehen sollen, sind absolut leer und sind in Fig. 12 B durch ein Kreuzchen angegeben worden.

Die beiden nichtausgewachsenen Knospen sind selbstverständlich auf den Bildern weniger deutlich zu erkennen; um alle Details hier dem Leser überzeugend darzulegen, hätte die doch schon übergrosse Zahl der Tafeln noch

bedeutend vermehrt werden müssen. Ich muss hier also um einige Nachsicht bitten, wenn nicht alles so, wie man es wünschen möchte, durch Abbildungen erläutert worden ist. Die betreffenden beiden Knospen sind noch am besten in Fig. 12 A zu sehen; die eine, die es noch zur Bildung von zwei Blättern gebracht hat, ist in dem Winkel zwischen oberem Ast und Hauptstamm zu sehen; die zweite, die nur eine Blattnarbe zeigt, ist an der Basis des oberen Astes zu erkennen. Die Blätter dieser Knospen sind nicht bezeichnet. In 12 B ist die obere Knospe ebenfalls zu sehen, jedoch so, dass nur ihre eine Blattnarbe zu erkennen ist. Um die Stellungsverhältnisse dieser vier Seitenknospen deutlich zu machen, gebe ich weiter in Fig. 13 ein Diagramm. Mit IV,1 ist natürlich das erste Blatt des vierten Orthostichen gemeint; wir sehen an dem linken Oberrand eine Andeutung der vier Sprossungen. Der punktierte Umkreis deutet die gemeinschaftliche Basis an, auf der die vier Knospen sich erheben; die vier kleineren punktierten Kreise sind die vier Sprossen, in diesen sind schematisch die ersten Blattnarben angedeutet, während die Kreuze die Lage eines Vegetationskegels angeben. Wir finden diese Kreuze also nur in den beiden ausgewachsenen Ästen, nicht in den beiden Knospen, nachdem diese „ausgegliedert" sind.

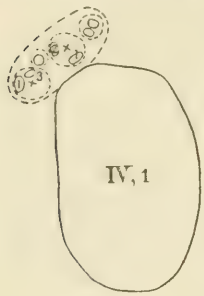


Fig. 13.

Dieses Diagramm hat noch in soweit Interesse, als daraus hervorgeht, dass die Stellung des ersten Blattes bei den verschiedenen Knospen ungleich ist; wir finden also nicht wie bei den Angiospermen eine genau bedingte Lage des ersten Blattes der Knospe.

In diesem vierten Orthostichen des Hauptstammes ist weiter noch das dritte Blatt zu berücksichtigen. Der Hauptstamm hat, neben den vielen dünnen, einen einzigen

dicken Seitenast, und das besagte Blatt IV,3 liegt nun gerade so wie ein Angularblatt zwischen den beiden Gabelästen einer Dichotomie. Vergleichen wir diese Verhältnisse mit demjenigen, was wir bei dem Stück B und bei den vorigen Objekten fanden, so können wir nicht umhin, diese Verästelung ebenfalls als eine echte Dichotomie mit Angularblatt zu betrachten; vergleichen wir anderseits diese Verästelung mit der eben betrachteten neben dem ersten Blatt des vierten Orthostichen, so zeigt sich der einzige Unterschied darin, dass hier nur ein, dort vier Äste neben dem Angularblatt stehen und dass die vier Äste viel dünner sind als hier der eine ist. Das Objekt bringt uns also dazu, die seitliche Verästelung dieser Farne und die Dichotomie als im Grunde auf dem nämlichen Vorgang beruhend aufzufassen; ich komme darauf im letzten Kapitel ausführlich zurück.

Der dicke Ast, wie ich ihn einstweilen weiter nenne, zeigt eine ziemlich unregelmässige Blattstellung, welche sich aber derjenigen des Fussstückes in der gewohnten Weise anschliesst. Das etwa 80 cm lange abgetrennte Stück, das in Buitenzorg als Ast 1 bezeichnet worden war (vergl. Fig. 9), hatte aber in seinen höheren Teilen ganz regelmässige fünfzählige Wirtel, nach 5 + 5 oder 5 + 5 + 10 angeordnet. Die zehn Orthostichen, welche hier also vorkommen, habe ich mit den Buchstaben a bis j belegt und nach unten so weit wie möglich verfolgt.

Dabei stellte sich heraus, dass einzelne Orthostichen eher aufhörten, wie z. B. j, die meisten aber bis unten zu vorhanden waren. Der Orthostiche a ist gewissermassen als eine Fortsetzung des IV. Orthostichen des Fussstückes von IV,2 aus aufzufassen; oberhalb des dicken Astes setzt dieser Orthostiche sich aber nochmals fort, was natürlich darauf beruht, dass oberhalb des Astes der vorhandene Raum gerade wieder für einen einzigen Orthostichen ausreichte. Denn nachdem neun von den zehn

Orthostichen des Fussstückes auf den die Fortsetzung des Fussstückes bildenden Gabelast übergehen, so muss durch die schon vorhin erkannte mechanische Wirkung der sich streckenden Meristelen dieser Gabelast genau dieselbe Richtung und denselben Durchmesser haben wie das Fussstück.

In Fig. 12 sind die Blattnarben des dicken Seitenastes mit den Buchstaben a—j bezeichnet, es sind aber ebenfalls Zahlen hinzugefügt. Die Bedeutung dieser Zahlen ist folgende. In denjenigen Teilen, wo die Blattstellung regelmässig 5 + 5 ist, kann man die Blätter natürlich beziffern; diese Bezifferung ist nun den Orthostichen entlang nach unten zu rückwärts verfolgt. Wir sehen dann, dass z. B. derjenige Wirtel, dessen fünf Blätter alle die Zahl 15 tragen, obschon er an diesem Stück noch nicht als Wirtel auffällt, doch schon sehr gut als Wirtel aufgefasst werden kann; der nächstuntere Wirtel, dessen Blätter die Zahl 10 tragen, hat nur vier Glieder, weil j 10 fehlt. Wie bei den beiden Ästen von dem Objekt von Kaliwiro, entsteht hier also auch eine Wirtelstellung in einer Weise, die es uns gar nicht erklärlich erscheinen lässt, weshalb gerade diese Stellung und keine andere auftritt.

Wir haben also in diesem IV. Orthostichen des Hauptstammes zwei Blätter gefunden, welche zu der Verästelung in Beziehung standen; das Blatt IV,1 mit 4 Knospen, alle an dem linken Oberrand der Blattnarbe und das Blatt IV,3 mit einem einzigen dicken Ast an seiner linken Seite.

Die Blätter des V. Orthostichen haben keine Knospen oder Äste bei sich stehen, und von dem VI. Orthostichen ist nur das zweite Blatt mit einer nicht ausgetriebenen Knospe an seinem rechten Oberrande versehen. Eine reichere Ausbeute erhalten wir dagegen bei dem VII. Orthostichen, wo das zweite Blatt drei Knospen an seiner rechten Seite trägt, von denen die beiden höchstgestellten nur

zwei bezw. ein Blatt entwickelt haben, die unterste aber zu einem kräftigen Ast ausgewachsen ist.

Dieser Ast, der Ast 4, hat wie die vorigen dünnen Äste eine Blattstellung aus der Hauptreihe, und zwar 2 + 3 oder 2 + 3 + 5, die Grundspirale ist gegenschraubig. Fig. 14 gibt die Verhältnisse diagrammatisch wieder; die Stellung des ersten Blattes ist wieder ohne erkennbares Regelmass. Welches von den beiden Blättern der höchsten Knospe das erste und welches das zweite Blatt ist, ist nicht leicht zu ermitteln; wohl ist es bei Betrachtung der Narbenzeichnung deutlich, dass beide Blätter einander ihre Oberseite zuwenden, sodass der eingegangene Vegetationspunkt zwischen ihnen gelegen haben muss.

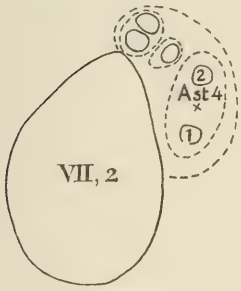


Fig. 14.

Die Blätter des VIII. Orthostichen sind wieder ohne Knospen, sodass wir nun nur noch die Blätter der beiden letzten Orthostichen zu besprechen haben; wir finden dort einen Komplex von nicht weniger als vier ausgelaufenen Ästen bei IX,2, und einen Ast mit einer Knospe bei X,1.

Die vier Äste, welche bei IX,2 stehen, sind die Äste 3, 5, 6 und 7; ihre Stellung kann ich am besten mit Hilfe von Fig. 15, welche ein Diagramm der Verhältnisse gibt, erläutern. Die Äste 3 und 5 sind die beiden höchstgestellten; Ast 3, der höchste, hat sein erstes Blatt seitlich rechts, Ast 5 das seine hinten stehen; ihre Blattstellungen sind, wie bei den vorigen Ästen, mit schraubiger Einerzeile.

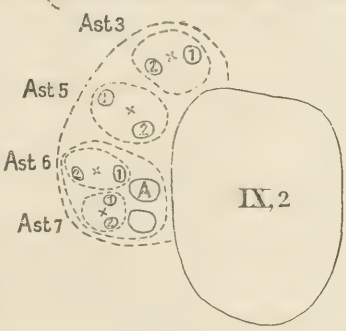


Fig. 15.

Die beiden unteren Äste, 6 und 7, zeigen etwas kompliziertere Verhältnisse. Diese Äste sind nämlich auf einer gemeinschaftlichen Basis inseriert, aus der sie durch Dichotomie entstanden sind. Die Basis hat nur zwei Blätter, von denen in Figg. 12 A und 15 das eine mit A bezeichnet worden ist, das andere keine Inschrift tragt. Das Blatt A ist als das Angularblatt der neuen Dichotomie zu betrachten; ob das andere Blatt höher oder niedriger steht, ist nicht zu bestimmen.

Auf Tafel XIX und in Figur 12 A ist von diesen Verhältnissen nur wenig zu beobachten, da Ast 6 hinter Ast 5 versteckt bleibt; die Blattstellung von Ast 6 ist jedoch auf Tafel XX und in Figur 12 B zu sehen. Die Blattstellung dieses Astes bietet wieder nichts besonderes, diejenige von Ast 7 ist jedoch dadurch bemerkenswert, dass das Blatt 3 abortiert ist. An der Stelle wo das Blatt 3 liegen sollte, ist zwar ein wohlumschriebener Höcker vorhanden, der in Fig. 12 A punktiert angedeutet ist; dieser trägt aber deutlich keine Insertion eines Blattes.

Im übrigen ist die Stellung von Ast 6 und 7 nicht bemerkenswert; beide Äste sind gegenschraubig.

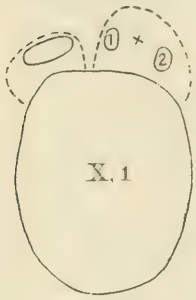


Fig. 16.

Das letzte knospenführende Blatt ist, wie gesagt, X,1, wo wir die Besonderheit finden, dass nicht, wie bei allen vorigen, die verschiedenen Seitensprossen alle an der nämlichen Seite stehen, sondern die Knospe steht links, der entwickelte Ast rechts. Die Blattstellung dieses Astes ist dagegen wieder so wie bei den vorigen, und zwar schraubig; das erste Blatt steht, wie Diagramm Fig. 16 erkennen lässt, links.

Was wir aus den Verhältnissen dieses merkwürdigen Stückes C lernen können, ist somit etwa folgendes. Zunächst haben wir gesehen, dass, wahrscheinlich unter dem Einfluss

der von der Wundstelle ausgehenden Reize, die Verästelung eingeleitet wird, und nachdem der erste Verästelungsversuch nicht gelungen ist, eine grössere Zahl von Ästen gebildet wird. Dabei ist es vielleicht nicht ohne Interesse, dass der dicke Ast, der alle anderen in Insertionsbreite weit überragt, fast genau über dem nicht gelungenen Ast von Stück B steht. Der III. Orthostiche war nämlich derjenige, welcher sich in der Medianebene des nicht gelungenen Astes befand, während der dicke Ast des Stückes C sich an der linken Seite des IV. Orthostichen entwickelt hat.

Man könnte sich also vorstellen, dass gerade an dieser Seite des Stengels, wo der Versuch zur Verästelung bereits geschehen war, die Neigung zu erneuten Versuchen am kräftigsten war. Dass bei dem nicht gelungenen Ast eine „Trichterbildung" vorhanden war, sogar innerlich mit einer Wundsklerenchymbekleidung, während der höhere dicke Ast einen vollständigen Abschluss der Gewebe im Sattel der Dichotomie erhalten hat, stimmt ganz gut mit diesen Auffassungen, und ist dadurch eine neue Stütze dafür.

Zweitens haben wir wieder in mehreren Fällen gesehen, dass, anscheinend ohne nähere Ursache, einzelne Blätter fehlen können, ohne dass die Stellung der weiteren Blätter dadurch Änderungen erfährt.

Dann ist noch zu erwähnen, dass merkwürdigerweise alle dünneren Äste Stellungen der Hauptreihe zeigen, während der dicke Ast wie der Hauptstamm mehr oder weniger genaue Wirtelstellungen oder Annäherungen daran zeigen.

Schliesslich haben wir hier die Dichotomie in ganz eigentümlicher Weise in seitliche Verästelung übergehen sehen. Dass bei einer Dichotomie die beiden Gabeläste ungleich entwickelt sein können, ist eine durchaus bekannte Tatsache; dass aber schliesslich das Angularblatt ein gewöhnliches Blatt eines Stammes wird, das neben sich eine Knospe hat, ist gewiss eine merkwürdige Erscheinung. Wir haben hier aber die Übergänge in genügendem Grade

vor uns, um auf die Gleichwertigkeit der beiden Verästelungsweisen in unseren Objekten schliessen zu dürfen. Nun kommt dazu aber noch wieder die im Lichte dieser Auffassungen besonders überraschende Tatsache, dass ein einziges „Angularblatt" an einer Seite mehr als eine Knospe entwickeln kann, oder sogar zugleich an beiden Seiten. Diese Tatsachen sind für unsere morphologische Auffassungen der höheren Pflanzen sehr wichtig und werden im nächsten Kapitel noch näher besprochen werden.

Stück D und E. Die beiden Stücke D und E, welche den Hauptstamm des Verästelungsstückes fortbildeten, zeigten auch bei näherer Untersuchung keine Andeutungen einer Verästelung mehr; der Reiz der in dem Stück C die Bildung der Seitenknospen ausgelöst hatte, war hier augenscheinlich verschwunden. Weil jedoch die Blattstellungsverhältnisse von Stück C nicht ganz regelmässig waren, so hatte es noch einiges Interesse zu sehen, in welcher Weise die Blattstellung sich hier fortgesetzt hat; deshalb gebe ich Figur 17, wo die Blattstellung von den beiden fraglichen Stücken naturgetreu wiedergegeben worden ist. Um diese Figur zu erhalten, habe ich genau wie bei Fig. 2 und 10 mittelst Karbonpapier die Oberflächenzeichnung der beiden Stücke in einer Zeichnung in natürlicher Grösse zusammengetragen; die Fig. 17 ist eine Reproduktion davon in siebenmaliger Verkleinerung.

Die Blattnarben des Stückes C waren, wie wir oben sahen, in zehn Orthostichen angeordnet, während an einer Stelle ein überzähliges Blatt eines elften Orthostichen vorhanden war. In Fig. 17 sehen wir die zehn Orthostichen an der Basis der Figur ebenfalls, sie sind mit denselben römischen Ziffern versehen wie in Fig. 12. Weil der XI. Orthostiche sich nicht weiter fortsetzt, ist hier ein, wenn auch nicht sehr regelmässiges, System 5 + 5 vorhanden; die unteren, durchgeschnittenen Blattnarben bilden einen der fünfzähligen Wirtel, der nächsthöhere ist gleich-

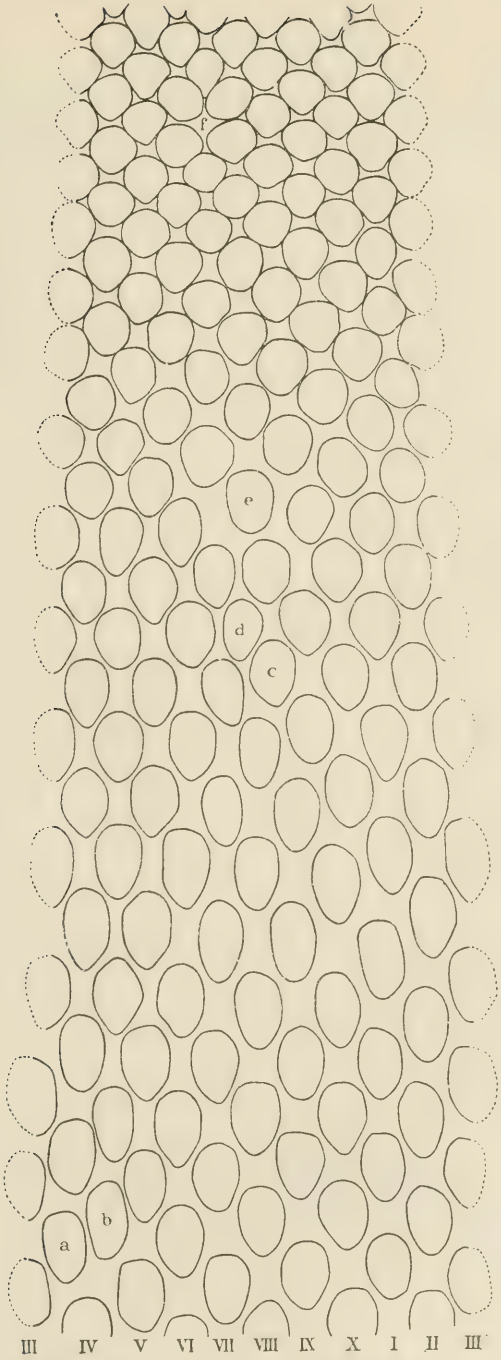


Fig. 17. Oberflächenzeichnung der Stücke D und E, $^1/_7$ nat. Gr.

falls deutlich. Darauf ändert sich aber die Blattstellung, weil in dem IV. Orthostichen zwei Blätter (a und b) liegen statt nur eins; dadurch ändert sich das System 5 + 5 in 5 + 6. Denn das Blatt b liegt höher als a, und liegt in dem nämlichen nach rechts aufsteigenden Parastichen, sodass die Zahl der rechts laufenden Parastichen dieselbe bleibt; von den beiden Blättern a und b gehen nach links dagegen zwei verschiedene Parastichen empor, sodass hier nunmehr 6 Parastichen vorhanden sind. Eine ähnliche Erscheinung finden wir weiter nach oben noch einmal, in dem VIII. Orthostichen bei den Blättern c und d. Hier tritt ein neuer, rechtslaufender Parastiche hinzu, sodass wir nunmehr das System 6 + 6 mit sechsgliedrigen Wirteln haben. Von diesen sechsgliedrigen Wirteln sind aber wieder nur wenige vorhanden, indem bei dem Blatte e zwei Parastichen zugleich schwinden, wodurch 6 + 6 wieder in 5 + 5 übergeht. Diese Übergänge vollziehen sich ganz nach den von mir früher für Neubildung und Schwinden eines Parastichen gegebenen Schemen [1]). Bemerkenswert ist hier, dass das schliesslich resultierende System wieder ein wirteliges ist; wie wir schon bei dem dicken Ast und ebenso bei dem Objekt von Kaliwiro fanden, ist eine nicht näher erklärte Neigung zu wirteligen Systemen vorhanden. Andererseits ist diese Neigung nicht so stark, dass 5 + 5 hier nicht vorübergehend in 5 + 6 übergehen konnte.

Die Stellung 5 + 5 bleibt weiter ungeändert und in ziemlich regelmässiger Ausbildung bestehen. Nur an einer Stelle, f, fehlt ein Blatt vollkommen, ohne dass dies jedoch in der Blattstellung auch nur die geringste Störung veranlasst; eine Erscheinung die wir bei zwei von den Seitenästen oben auch schon fanden. Weil das Stück sich, im Gegensatz zu den genannten Seitenästen, ganz gut für

[1]) Diese Beiträge I in Recueil Vol. X 1913, Figg. 26 und 27 S. 238.

die photographische Abbildung eignete, so gebe ich hier auf Tafel XXI eine Reproduktion einer solchen Photographie. Aus dieser Photographie geht noch deutlicher als aus Fig. 17 hervor, dass die vier angrenzenden Blätter den freikommenden Raum teilweise eingenommen haben und dass sie dabei, wie die Blattnarbenzeichnung deutlich verrät, ihre bilaterale Symmetrie eingebüsst haben. Dieses ist in theoretischer Hinsicht gewiss merkwürdig, weil es uns darauf hinweist, dass unsere Auffassung, dass die nach Anlegung der Blätter erfolgenden Wachstumserscheinungen durchaus unabhängig sind von den ortsbedingenden Ursachen, richtig sein muss. An der Stelle des fehlenden Blattes ist augenscheinlich ein Verbreitungskreis ordentlich ausgebildet gewesen, sodass die Zentren der benachbarten Blätter keine abnorme Lage erhalten haben; weil jedoch das eine Blatt abortierte, waren die vier benachbarten Blätter in ihrem weiteren Wachstum abnormen Bedingungen ausgesetzt.

Weshalb dieses Blatt nun abortiert ist, ob diese Erscheinung noch mit den Krankheitsprozessen der niedrigeren Teile zusammenhängt, oder ob es eine auch bei anderen gesunden Baumfarnen bisweilen vorkommende Eigentümlichkeit ist, kann ich nicht entscheiden.

In Fig. 17 ist die auch schon bei dem Objekt von Kaliwiro bemerkte Eigenschaft sehr auffällig, dass die Blattnarben unten frei stehen und etwa oval sind, während sie oben gedrängt stehen und unter gegenseitiger Beeinflussung etwa rautenförmig geworden sind. Diese gedrängte Stellung fand sich ebenfalls bei den höheren Teilen der grösseren Äste von Stück C: wahrscheinlich ist dieses der Ausdruck einer Periodizitätserscheinung. Anfangs ist das Längenwachstum so stark, dass die Blätter, um eine gewisse Insertionsfläche zu erhalten, nur einen Teil der Stammesoberfläche zu besetzen brauchen; wenn später das Längenwachstum abnimmt, muss die ganze Oberfläche des Stammes dagegen benutzt werden.

V. KAPITEL.

Ergebnisse und allgemeine Betrachtungen.

---

§ 1. Ergebnisse für die Blattstellungslehre.

Wenn wir dieses Kapitel mit einer Zusammenfassung desjenigen, was unsere Beobachtungen uns über die Ursachen der Stellung der Blätter gelehrt haben, anfangen, so ist es gewiss nicht befremdend, dass diese Erfahrungen ganz genau zu demjenigen stimmen, was ich im vorigen Artikel über die Theorie gesagt habe. Denn, wie ich schon hervorgehoben habe, sind es gerade diese Beobachtungen an verästelten Farnen gewesen, welche den Anstoss zur Aufstellung der Theorie gegeben haben. Wir werden hier also eher nähere Belege für unsere Thesen, als neue Gesichtspunkte erwarten dürfen.

Wir können nun gleich bemerken, dass wir in mehr als einem Fall fanden, dass die Blätter unten am Stamme weiter auseinander stehen, sodass die Blattnarben keinen Kontakt zeigen, während oben bei derselben Blattstellung ein deutlicher Kontakt vorhanden ist [1]). Wir haben hier also den bereits bekannten Fällen, wo die Blattstellung

---

[1]) Diese Tatsache wurde schon von Ad. Brongniart bei *Cyathea arborea* von Haiti beschrieben und abgebildet (Ad. Brongniart, Histoire des végétaux fossiles ou recherches botaniques et géologiques sur les végétaux renfermés dans les diverses couches du globe, I Paris et Amsterdam, 1828, auf S. 156 und Tafel 40). Diese Beobachtung wurde von Brongniart aber als ein Beweis für das Anhalten des Längenwachstums in den älteren Stammesteilen angesehen.

nicht durch Kontaktverhältnisse beeinflusst sein kann, einen neuen hinzuzufügen,

Wir sehen weiter, dass, wenn die Blattinsertionen einander berühren, oder auch schon wenn sie einander stark nähern, die Form der Blattnarbe dadurch beeinflusst wird; die einander nahe gelagerten Grenzlinien werden abgeplattet, sodass die ganze Insertion schliesslich rautenförmig wird. Ist umgekehrt durch Abort eines Blattes ein einseitig grösserer Raum für die Entwickelung der benachbarten Blätter vorhanden, wie bei dem Stück E von Sendoro, so wachsen die benachbarten Blätter an dieser Seite stärker aus, sodass die Blattnarbe ihre bilaterale Symmetrie verliert.

Hieraus geht notwendigerweise hervor, dass die Blattbildung von einer grösseren oder kleineren zentralen Stelle hervorgeht und dass die Blattinsertionen nicht eine von vornherein bestimmte Form und Grösse haben, wie es die Kontakttheorien verlangen.

Waren diese Beobachtungen also schon schwer in Einklang zu bringen mit den Kontakttheorien, so wurde auch die mögliche, aber aus anderen Gründen schon nicht wahrscheinliche Auffassung, dass den Parastichen irgend welche Selbständigkeit zukäme und dass die Blätter an den Schneidepunkten der Parastichen entstünden, dadurch direkt widerlegt. Wir haben nämlich zweimal, bei den Objekten von Tjibodas und von Sendoro (bei Stück B) eine Zahl Blätter gefunden, welche zweifellos nur auf einem einzigen Parastichen, nicht auf dem Schneidepunkt zweier Parastichen lagen.

Diese eigentümlich gelagerten Blätter waren noch in anderer Hinsicht merkwürdig. Erstens waren sie teilweise mehr oder weniger abortiert, wobei im Inneren unterhalb der höckerförmigen Stellen, welche nicht weiter ausgewachsen waren, eine verkümmerte Vaskularmasse beobachtet wurde. Diese Gefässmassen endeten zum Teil blind nach unten, den „Trichter" entlang, und ich habe oben

bereits versprochen, die Bedeutung dieser Erscheinung für die Blattstellungslehre zu erörtern.

Wenn die von mir gegebene Theorie für die Erklärung der Blattstellungen richtig sein soll, so können wir von vornherein mit Gewissheit behaupten, dass die in dem Stengel auftretenden Blattspuren in basipetaler Richtung angelegt werden müssen.

Die Übereinstimmung zwischen Blattstellung und Fibrovasalstranganordnung ist bei den Pflanzen eine so durchgreifende, dass es nicht denkbar wäre, dass die Blattspuren von unten nach oben angelegt worden seien und dass dabei Zahl und Anordnung genau so bemessen sein würden, wie die Blattstellung es erheischt. Wir müssen also die basipetale Entwickelung der Blattspuren annehmen; wenn diese Annahme durch irgend welche Tatsachen widerlegt wird, so muss auch die Blattstellungstheorie, wenigstens für diesen Fall und wahrscheinlich auch für alle anderen, verworfen werden.

Die Frage, unter welchen Einflüssen Gefässbündel sich an bestimmten Stellen ausbilden und an anderen nicht, wird in der Literatur nur selten berührt, augenscheinlich weil es so wenige Tatsachen gibt, welche uns darüber Klarheit zu verschaffen imstande sind.

In seinem Lehrbuch der Anatomie und Physiologie schrieb Schacht[1]) seinerzeit folgendes: „Die Gefässbündel entspringen im Keim unterhalb der Stammknospe (Plumula), sie können sich fernerhin nur aus sich selbst, durch Zweigbildung, vermehren, und bilden deshalb ein zusammenhängendes System, welches die Pflanze, von der Wurzelspitze bis in die Blätter, Blüthen u.s.w. durchzieht" [2]).

Ganz damit im Einklang hatte schon früher Lestiboudois

---

[1]) Hermann Schacht, Lehrbuch der Anatomie und Physiologie, Berlin, 1856.

[2]) l. c. S. 307.

die ganze Blattstellung als Folge der Gefässbündelanordnung zu erklären gesucht [1]); aus diesen Auffassungen würde also folgen, dass die Entstehung der Gefässbündel durch Reize oder Wirkungen, die nach der Spitze fortschreiten, veranlasst wurde.

Nun hat aber Hanstein gefunden [2]), dass bei den Dikotylen im Bündelring des Stengels nur die Blattspuren der höheren Blätter vorhanden sind, aber keine stammeigenen Bündel, und in demselben Jahre gab Nägeli durchschlagende Beweise [3]) für die These, dass die Gefässbündelanordnung von der Blattstellung abhängig ist und nicht umgekehrt. Daraus kann man also ableiten, dass die Entstehung der Blattspuren von dem Blatt aus ihren ersten Anstoss erhält, und dass die gegenteilige Meinung Lestiboudois' und Schachts irrig sein muss.

Eine Mittelstellung nimmt in dieser Frage Russow ein [4]), indem er angibt, dass die Bildung der Gefässbündel nach zwei Richtungen hin erfolgt; der untere im Stengel vertikal laufende Teil entwickelt sich nach ihm basipetal, der schräg nach auswärts biegende Teil akropetal [5]).

Eine direkte Entscheidung der Frage, ob die Anlegung der Blattspuren basipetal oder akropetal vor sich geht, kön-

---

[1]) Th. Lestiboudois, Études sur l'anatomie et la physiologie des végétaux, (Separatabdruck ohne Ort und Jahreszahl, Lille? 1840?) und ausführlicher in: Phyllotaxie anatomique, Ann.d. Sciences nat. 3e Sér. Bot. T. 10, 1848.

[2]) J. Hanstein, Ueber den Zusammenhang der Blattstellung mit dem Bau des dicotylen Holzringes, Jahrb. f. wiss. Bot. I, 1858, S. 233.

[3]) C. Nägeli, Beitr. z. wiss. Bot. I. Heft, Leipzig 1858.

[4]) Edmund Russow, Vergleichende Untersuchungen betreffend die Histiologie (Histiographie und Histiogenie) der vegetativen und sporenbildenden Organe und die Entwickelung der Sporen der Leitbündel Kryptogamen, mit Berücksichtigung der Histiologie der Phanerogamen, ausgehend von der Betrachtung der Marsiliaceen. Mém. de l'Acad. Imp. d. Sc. de St. Pétersb. VIIIe Sér, T. 19, 1873.

[5]) l. c. S. 183.

nen wir nun bei solchen Blättern erhalten, welche sich an Stellen entwickeln, unterhalb welcher sich keine anderen Blätter befinden; ein derartiger Fall liegt hier vor. Wenn, wie Schacht meinte, die Gefässbündel sich nur aus sich selbst verzweigen konnten, so mussten die an den einander zugekehrten Seiten der Gabeläste stehenden Blätter ihre Blattspuren von den seitlich am Fussstück stehenden Vaskularmassen erhalten; wir finden hier aber deutlich, dass diese Blattspuren von den Meristelen des Fussstückes ganz unabhängig sind.

Dieses beweist uns also, dass die Blattspuren basipetal entstehen können; ein Beweis, der für unsere Blattstellungstheorie sehr wichtig ist. Ich habe nun in der Literatur gesucht, ob nicht bei anderen Pflanzen gelegentlich ebenfalls solche Blätter gefunden waren, welche sich an Stellen entwickelt hatten, unterhalb deren keine Blätter standen; dieses war tatsächlich der Fall und zwar bei den echten Ringfasziationen. Hugo de Vries hat zuerst im Jahre 1891 einen Fall von *Peperomia* beschrieben [1]), wo der Blütenstand in seinem oberen Teil eine enge Hohlröhre darstellte. Der obere freie Rand der Röhre war die Vegetationslinie [2]), die Brakteen standen sowohl aussen als im schmal trichterförmigen Innenraum, beiderseits in gleicher Orientierung, sodass ihre Achselknospen oberhalb der Brakteen standen. Die inneren Blätter sandten nun ihre Blattspuren so in den röhrenförmigen Stengel, alsob die Innenfläche eine Aussenfläche gewesen wäre, d h. die Gefässbündel kehrten ihr Phloem dem Hohlraum, ihr Xylem dem äusseren Kreise von Gefässbündeln, welche von den äusseren Blättern stammten, zu.

---

[1]) Hugo de Vries, Sur un spadice tubuleux du *Peperomia maculosa*. Arch. néerl. d.sc. exactes et naturelles. Haarlem 1891, T. 24, S. 258.

[2]) Vgl. A. Nestler, Über Ringfasciation. Sitzungsber. math. naturw. Cl. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. 103, Abth 1. 1894, S. 153.

Die niedrigsten dieser Blätter befanden sich nun augenscheinlich in der von uns gesuchten Lage, dass keine Blätter unter ihnen inseriert waren, und es ist deshalb für uns besonders wichtig zu erfahren, wie der hier beobachtete innere, verkehrt orientierte Gefässbündelkreis nach unten zu aufhörte. Diese Untersuchung wurde nun dadurch erschwert, dass in den Stengeln der *Peperomia* markständige Gefässbündel vorkommen, welche sich in dem trichterförmigen Teil der anomalen Achse naturgemäss zwischen den beiden Gefässbündelkreisen befanden.

Glücklicherweise sind von de Vries ausser diesem einzigen Exemplar von *Peperomia* noch mehrere Ringfasziationen von einer anderen Pflanze, *Veronica longifolia* aufgefunden, welche de Vries von A. Nestler hat untersuchen lassen. Bei dieser *Veronica* war die Stellung der Blätter und die Orientierung der beiden Gefässbündelkreise genau wie bei dem Objekt von *Peperomia*. Nestler beschreibt sogar, wie innerhalb des inneren Gefässbündelkreises eine Stärkescheide ausgebildet war [1]), eine Tatsache, welche für die Stelärtheorie gewiss als sehr wichtig zu betrachten ist. Hier war nun deutlich zu erkennen, und die Zeichnungen Nestlers geben uns davon überzeugende Beweise, dass der innere Kreis von Gefässbündeln unvermittelt, ohne jegliche Verbindung mit dem äusseren, normal orientierten Kreise aufhört; unterhalb der letzten Elemente der Gefässbündel (in diesem Falle Spiralgefässe) war nur noch das Parenchym etwas kleinzelliger als das der Umgebung. Auch dieser Unterschied schwand noch weiter nach unten bald, und die Achse zeigte einen vollständig normalen Bau.

In zwei sehr verschiedenen Fällen, bei unserem Baumfarn und bei *Veronica*, welche jedoch darin übereinstimm-

---

[1]) A. Nestler, l. c. S. 160.

ten, dass in beiden als besondere Missbildung ein trichterförmiger Stengel vorhanden war, finden wir also die nämliche Erscheinung, dass die Blattspur eines Blattes, unterhalb dessen kein anderes Blatt steht, nach unten blind ausläuft: wir können darin einen wichtigen Hinweis auf die Richtigkeit unserer Theorie erblicken.

Von den weiteren Tatsachen, welche für die Blattstellungslehre von Bedeutung sind, nenne ich noch den Umstand, dass von den Seitenästen des Objektes von Sendoro das jeweilige erste Blatt nicht in einer bestimmten Stellung, sondern regellos an den verschiedenen Seiten des Astes hervortrat; und schliesslich noch die merkwürdige Tatsache, dass alle dünneren Äste bei den betrachteten Objekten Stellungen der Hauptreihe zeigten, alle dickeren Äste dagegen entweder Wirtelstellungen oder doch Annäherungen an Wirtelstellungen wie 5 + 6, 6 + 7, 7 + 8, welche Annäherungen bei allen betrachteten Fällen im weiteren Verlauf in Wirtelstellungen übergingen, unter Neubildung oder Schwinden eines Parastichen.

§ 2. **Die Verästelung der Pteropsida.**

Die Erörterung der Folgerungen welche sich aus unseren Beobachtungen für die Blattstellungslehre ziehen lassen, konnte, nachdem die ganze Theorie daraus entwickelt worden war, nunmehr kurz gefasst werden; die Beobachtungen über die Verästelung, welche wir an unseren Farnen gemacht haben, werden uns dagegen länger beschäftigen.

Wenn uns einerseits die Blattstellungserscheinungen zu wichtigen Schlüssen für die Blattstellungslehre führten, so führt uns andererseits die gegenseitige Stellung der verschiedenen Sprossen ebenfalls zu Schlüssen von allgemeiner Bedeutung über den Prozess der Verästelung, nicht nur bei den Farnen, sondern bei den Pteropsida im allgemeinen. Die Zusammengehörigkeit dieser Gruppe, welche von

Jeffrey aufgestellt wurde [1]) und die Farne, Gymnospermen und Angiospermen umfasst, wird mehr und mehr erkannt. [2])

Wir werden nun im weiteren sehen, dass durch unsere Beobachtungen auch in der Verästelungsweise eine Übereinstimmung bei allen Pteropsida hervortritt, während man bis jetzt in der Dichotomie der Farne und der Axillarverzweigung der Angiospermen einen grundsätzlichen Gegensatz zu finden glaubte.

Man könnte nun noch bemerken dass eine Betrachtung über Verästelung oder „Knospen"-stellung nicht in diese Beiträge zur „Blatt"-stellungslehre hineingehörte. Dem Wortlaut nach wäre man dazu im Recht; es lässt sich aber nicht verkennen, dass die Probleme der Phyllotaxie und der Kladotaxie so zusammengehörige und verwandte sind, dass man von einer Blattstellungslehre ihrem Wesen nach ebenfalls die Lösung der Frage, wie die Stellung der Knospen bedingt wird, erwarten darf. Dass die Stellung der Knospen nicht schon häufiger Gegenstand von speziellen Untersuchungen gemacht worden ist, dass über diese Stellung keine ausführliche Literatur besteht wie über die der Blätter, dass man von Phyllotaxie statt von Organotaxie spricht, kommt nur daher, dass die Stellung der Knospen viel einfachere Verhältnisse darbietet als die der Blätter. Während die Stellung eines Blattes von derjenigen von zwei oder drei anderen Blättern bedingt wird, hängt die Stellung einer Knospe im allgemeinen nur von einem einzigen Element und zwar von einem Blatte ab. Die Lage verschiedener Knospen ist gewöhnlich von ein-

---

[1]) E. C. Jeffrey, The morphology of the central cylinder in the Angiosperms, Canad. Inst. Trans. Vol. 6, 1900. The structure and development of the stem in the Pteridophyta and Gymnosperms. Philos. Trans. R. Soc. London, Vol. 195, 1902.

[2]) Man vergl. z.B. D. H. Scott, Studies in fossil botany, 2nd. Ed. London, 1908/09 S. 638.

ander unabhängig, nur die Stellung des einen Blattes ist massgebend.

Die morphologischen Gesetze der Knospenstellung werden daher in der Literatur nur selten erwähnt, und ich gestehe gerne dass ich nicht im stande gewesen wäre, die hier folgenden Betrachtungen abzufassen, wenn nicht von Velenovský in seiner Vergleichenden Morphologie der Pflanzen so vieles davon zusammengestellt worden wäre. In diesem wichtigen, inhaltreichen Buch, das für längere Zeiten ein unentbehrliches Nachschlagewerk bilden wird, hat Velenovský aus der Literatur sowie aus seinen zahlreichen eigenen Beobachtungen ein zusammenhängendes Bild von der Verzweigung aller Pteropsiden gegeben [1]), vieles davon wird im folgenden benutzt werden.

Was aber auch Velenovský nicht berührt, ist die Frage, durch welche Ursachen die Stellung der Knospen bedingt wird. Wir haben uns natürlich immer zu vergegenwärtigen, dass ein einfaches Verhältnis noch kein erklärtes Verhältnis ist, und dass die Frage nach den Ursachen der Knospenstellung noch sehr unbekannt ist. In der Literatur wird diese Frage sogar — augenscheinlich weil die Anhaltspunkte meistens fehlen — nur selten gestreift. Potonié gibt in seinen „Grundlinien" [2]) einen kleinen Abschnitt „Seitensprosse" [3]) in dem einige darauf bezügliche Stellen aus der Literatur zitiert werden. Wir sehen dort aber, dass diese Zitate uns keine Erklärungsversuche bieten, und das Potonié selber die Lösung dadurch anstrebt, dass er Blatt und Achselsprosse zusammen als eine durch Dichotomie geteilte Einheit betrachtet. Nach dem, was ich von der Potonié'schen Perikaulomtheorie

[1]) J. Velenovský, Vergleichende Morphologie der Pflanzen, Prag, 1905—1913. S. 242—266, 675—696.

[2]) H. Potonié, Grundlinien der Pflanzenmorphologie im Lichte der Palaeontologie, Jena 1912.

[3]) l. c. S. 230—232.

bereits geschrieben habe [1]), brauche ich hier nicht mehr klarzulegen, weshalb ich dieser Auffassung nicht beipflichten kann; die Vergleichung zwischen *Fucus* und den höheren Pflanzen, mit der er seine These wahrscheinlich zu machen strebt, ist gewiss auch eine zu willkürliche, um sie als Basis der ganzen Morphologie benutzen zu können.

Ausser demjenigen, was Potonié davon anführt, ist mir aus der Literatur nur bekannt, dass Goebel in der Neuauflage seiner Organographie [2]) einige Betrachtungen darüber gibt, inwiefern bei den Farnen Vorgänge zu finden sind, aus denen die axilläre Verzweigung der Phanerogamen abzuleiten ist. Er kommt dabei zu der Hypothese, dass die seitliche Verzweigung der Phanerogamen, sowie die der Farne, vielleicht aus zweierlei Ursachen herzuleiten ist, sie ist einerseits akrogen, d. h. aus einer dichotomen Verästelung abgeleitet, andererseits phyllogen, d. h. aus blattbürtigen Knospen entstanden. Ich werde diese Auffassung Goebels hier weiter nicht berücksichtigen, weil ich glaube, dass aus dem nachfolgenden die Unrichtigkeit der Voraussetzung des doppelten Ursprunges der Farnenverästelung hervorgeht.

Um die Bedeutung unserer gemachten Beobachtungen richtig verstehen zu können, ist es nun vor allen Dingen erforderlich, die bisherigen Kenntnisse von der Verästelung der Farne zusammenzustellen. Die Farne verästeln sich, wie man bei Velenovský erfahren kann, häufig durch Dichotomie; dabei steht ein Angularblatt am Fussstück zwischen den beiden Gabelzweigen. Ausserdem kommen bei vielen Farnen auch Seitenzweige vor, welche sich aus Knospen entwickelt haben, deren Stellung eine sehr ver-

---

[1]) Beiträge I, in diesem Recueil, X, S. 323.

[2]) K. Goebel. Organographie der Pflanzen I, 2.Aufl, Jena 1913, S. 87—90.

schiedene sein kann. Die Meinungen der Autoren, wie diese Knospen zu betrachten sind, gehen nun sehr auseinander; wir können dabei z.B. die Ansichten von Velenovský und von Mettenius einander gegenüberstellen. Velenovský betrachtet alle seitlichen Knospen der Farne als stabiele Adventivknospen [1]) und erkennt daher nur die Dichotomie als die normale Verzweigungsart der Farne an; Mettenius betrachtet diese Knospen als normale Seitenknospen [2]) und sucht die Beziehungen zwischen der Stellung dieser Knospen und derjenigen der Blätter festzustellen. Er findet dabei, dass bei einzelnen Arten die Knospen bisweilen axillar sind, bei anderen aber stehen die Knospen seitlich von dem Blattstiel oder unterhalb der Blattinsertion, oder aber die Knospen stehen teilweise auf dem Stamm, teilweise auf dem Blattstiel inseriert. Manchmal steht auch beiderseits eine Knospe neben einer Blattbasis (*Polypodium grandidens*) [3]), ja es können sogar beiderseits zwei Knospen stehen (*Hypolepis amaurorhachis*) [4]).

Als Grund dafür, dass diese Knospen als Adventivknospen betrachtet werden müssen, gibt Velenovský an, dass sie nicht am Achsenscheitel angelegt werden, sondern „häufig erst im späteren Alter oder unregelmässig (z.B. nur an einigen Blattstielbasen)" [5]).

Mettenius dagegen betrachtet die von ihm beobachteten Knospen als Seitenknospen, weil sie „constant und

[1]) J. Velenovský, l. c. auf S. 247.

[2]) G. Mettenius. Über Seitenknospen bei Farnen. Abh. d. math. phys. Kl. k. Sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 5, 1861, S. 611.

[3]) l. c. S. 619.

[4]) l. c. S. 622. Mettenius betrachtet dabei die eine Knospe, auch wenn sie in bedeutenderer Entfernung von der anderen entspringt, als einen Seitenspross des anderen. Nach meinen eigenen Beobachtungen an dem Objekt von Sendoro scheint mir diese Deutung keine richtige zu sein.

[5]) l. c. S. 248.

normal in einer bestimmten Beziehung zu den Basen der Blätter stehen" [1]); weil aber diese Beziehung bei den verschiedenen Arten sogar innerhalb einer Familie eine wechselnde ist, meint Velenovský [2]), dass schon hieraus die Unrichtigkeit der genannten Auffassung hervorgeht.

Eine Mittelstellung in dieser Frage nimmt Stenzel [3]) ein, der zwar diese Knospen der Farne nicht als Achselknospen betrachtet, der aber ebensowenig dazu neigt, sie den Adventivknospen zuzurechnen und sie der regelmässigen Stellung wegen eher als gemmae infraaxillares und gemmae petiolares den Achselknospen gegenüberstellen will [4]).

Wenn man zwischen diesen verschiedenen Ansichten eine Entscheidung treffen will, so ist es natürlich nur von untergeordneter Bedeutung, wenn wir erfahren (wie man bei Velenovský nachlesen kann) dass Ad. Brongniart und Hofmeister gleicher Ansicht gewesen sind wie Velenovský und Prantl gleicher Ansicht ist wie Mettenius; wir müssen dann aber weiter darauf eingehen, was der besagte Unterschied zwischen normalen und Adventivknospen eigentlich will und inwiefern eine solche Unterscheidung Grund hat.

Nun braucht es hier gar nicht hervorgehoben zu werden, dass in extremen Fällen normale und Adventivknospen sehr wohl auseinander zu halten sind. Die Adventivknospen auf *Begonia*-blättern z. B. sind von den Achselknospen in ihrer Entstehung sehr verschieden. Welche sind aber die Merkmale, die man bei der Trennung ins Auge zu

---

[1]) l. c. S. 612.

[2]) l. c. S. 243.

[3]) K. G. Stenzel. Untersuchungen über Bau und Wachsthum der Farne, II. Über Verjüngungserscheinungen bei den Farnen. Nova Acta A. C. L. C. N. C. 28, 1861.

[4]) l. c. S. 49.

fassen hat, wenn die beiden Bildungen sich einander nähern?

Velenovský betrachtet als einen der wichtigsten Charaktere der Adventivknospen ihre spätere Bildung; sie entstehen nicht am Vegetationskegel. Nun haben wir früher bei einer ähnlichen Frage, bei der Unterscheidung zwischen Seitenknospen und durch Dichotomie entstandenen Zweigen schon erkannt [1]), dass die Zeit der Ausbildung für die morphologische Bedeutung eines Organs nicht ausschlaggebend ist; eine Seitenknospe ist nicht Seitenknospe, weil sie später entsteht als ein Gabelzweig, sondern weil sie zu dem Tragblatt in Beziehung steht. Wenn wir dann noch bedenken, dass, wenn unsere Auffassung über das Auftreten von Blättern und Seitenknospen durch die Wirkung von Blattagens und Knospenagens richtig ist, der Zeitpunkt der Entstehung sehr schwer zu ermitteln ist, und dass spät sich ausbildende Organe schon früh angelegt sein können, so brauchen wir diesem Merkmal der zeitlichen Entstehung keine allzugrosse Bedeutung beizulegen.

Natürlich kann es in extremen Fällen schon aus der Bildungszeit der Knospen hervorgehen, dass es Adventivknospen sind, z.B. wenn man nach experimentellen Eingriffen an einem erwachsenen Pflanzenteil Knospen auftreten sieht, welche sonst nicht entstanden sein würden; in Fällen wie hier ist die Entstehungszeit aber erst in zweiter Linie von Bedeutung.

Das zweite Argument für die Adventiv-Natur, dass nur einzelne Blattnarben Knospen zeigen, andere nicht, hat ebensowenig grossen Wert; die Vergleichung mit den Koniferen, welche ebenfalls nur bei einem Teil der Blätter Knospen tragen, spricht besonders stark dagegen.

---

[1]) Schoute. Die Verästelung von *Hyphaene*, Dieses Recueil. Vol. VI, 1909, S. 211.

Wenn Mettenius dagegen diejenigen Knospen normale Seitenknospen nennt, welche zu den Blättern in einer bestimmten Beziehung stehen, so ist das genau dasselbe Merkmal, dessen Wichtigkeit wir oben bei der Unterscheidung zwischen Dichotomie und seitlicher Verästelung von Hyphaene erkannten und ich halte dieses Merkmal auch für das einzige richtige. Dies wird noch bedeutend wahrscheinlicher, wenn wir auf unsere Blattstellungstheorie zurückgreifen; wir können dann sagen, dass Seitenknospen, deren Enstehung von dem Vorhandensein eines Verbreitungskreises bedingt wird, normale Knospen, diejenigen Knospen aber, welche in anderer Weise entstehen, Adventivknospen sind.

Dabei hängt die spätere Lage der Knospen davon ab, wo das Knospenagensgebiet gebildet ist und wieweit sich die Wachstumsprozesse des entstehenden Blattes ausdehnen; greifen diese soweit um sich, dass sie die spätere Knospe umfassen, so ist die Knospe eine blattbürtige; dehnen sich diese Prozesse nicht soweit aus, so wird die Knospe stammbürtig.

Was die Knospen der Farne betrifft, so stimme ich also rückhaltslos der Meinung Mettenius bei, dass wir hier normale Seitenknospen und keine Adventivknospen vor uns haben. Denn durch die sehr ausgedehnten Beobachtungen Mettenius' steht die Beziehung der Knospen zu den Blättern wohl bestimmt fest, während die Meinung von Velenovský, dass die Knospen häufig spät, am erwachsenen Stamm, entstehen, nicht durch nähere Untersuchungen erwiesen ist.

Dass auch bei den Farnen nähere Untersuchungen erforderlich sind, ehe man von anscheinend später gebildeten Organen sagen kann, dass sie nicht bereits früh angelegt sind, geht in besonders deutlicher Weise aus den Untersuchungen von Docters van Leeuwen über

Angiopteris evecta [1]) hervor. *Angiopteris* hat nach diesen Untersuchungen an der besonders ausgebildeten Blattbasis beiderseits zwei Seitenknospen, welche bereits zu erkennen sind, wenn das Blatt noch sehr jung ist; die Knospen bestehen dann aus einem untiefen und engen Kanal, auf dessen Grunde die künftige Vegetationsspitze liegt. In diesem Zustande verharren die Knospen viele Jahre lang; wenn nach 2—3 Jahren Blattstiel und Spreite abfallen, bleibt die Blattstielbasis noch Jahrenlang mit dem Rhizom verbunden. Erst wenn auch diese Blattstielbasen abgefallen sind, entwickeln sich an den vorhin bestimmten Stellen der jetzt schwarz oder braun gefärbten und von einer Humusschicht bedeckten Blattstielbasen einzelne der bisher ruhenden Knospen.

Wenn wir daher mit Mettenius die Seitenknospen der Farne als normale Knospen betrachten, so haben wir bei den Farnen zwei verschiedene normale Verästelungsweisen, die seitliche und die dichotome. Beide Verästelungsweisen sind dadurch gekennzeichnet, dass die neu auftretenden Sprossen zu einem bestimmten Blatt in einer gewissen Beziehung stehen, die Gabeläste zu dem Angularblatt, die Seitenäste zu ihrem Tragblatt, zu welchem sie die verschiedensten Lagen einnehmen können, ja auf dem sie sogar inseriert sein können.

Es ist nun begreiflich, dass schon mehrfach Versuche gemacht worden sind, diese beiden Verästelungsweisen auf eine einzige zurückzuführen; wir finden schon bei Mettenius, dass er die Dichotomie durch verfrühte und starke Ausbildung eines Seitensprosses entstanden denkt [2]). Ausführlicher finden wir diesen Gedanken entwickelt bei Prantl.

---

[1]) W. Docters van Leeuwen. Ueber die vegetative Vermehrung von Angiopteris evecta Hoffm. Ann. de Buitenzorg 2e Ser. Vol. 10, 1912, S. 202.

[2]) Mettenius l.c. S. 621.

Prantl stützt sich dabei [1]) zumal auf seine Beobachtungen an *Cystopteris montana* und *Phegopteris polypodioides* und kommt dabei ebenfalls, aber in etwas anderer Weise, zu der Auffassung dass jede Verästelung eigentlich eine seitliche ist. Die Knospen stehen seitlich von der Blattbasis am Stengel, manchmal je an beiden Seiten eines Blattes eine. Wenn nun zwei gleich starke Seitenäste sich entwickeln und der Hauptstamm sich nicht weiter fortbildet, so erhält man ein Dichasium, das einer Dichotomie ähnelt. Die beiden Äste können zum nämlichen Tragblatt gehören oder auch zu zwei verschiedenen,

Dass diese pseudo-dichotomische Verästelung in Wirklichkeit ein Dichasium ist, leitet Prantl hauptsächlich daraus ab, dass die beiden Äste noch ihre Tragblätter besitzen; das Vorkommen eines Angularblattes bei Dichotomieen war damals noch nicht erkannt, und Prantl erblickte das wichtigste Merkmal der Dichotomie gerade darin, dass diese Verästelungsweise sich unabhängig von den Blättern vollzog. Er musste daher die beiden Äste als Seitenäste und das Ganze als ein Dichasium betrachten. Jetzt aber, wo wir wissen, dass die Gabelungen der Farne sich gerade so vollziehen, dass ein Angularblatt zwischen den Gabelästen steht, können wir die Sache ganz anders auffassen: die beiden Verästelungsweisen, deren wesentliche Einheit Prantl erkannte, sind laterale und echt dichotome Verästelung gewesen.

Lesen wir nun die Beobachtungen Prantls daraufhin nach, so stimmt alles genau mit dieser Auffassung überein, bis auf eines: Prantl will bei *Phegopteris polypodioides* bisweilen zwischen den beiden Gabelästen einen Höcker als Rest der Hauptachse gesehen haben. Wahrscheinlich ist dieses eine dem Wulst von dem Objekt von Kaliwiro

---

[1]) K. Prantl, Morphologische Studien I, Die Verzweigung des Stammes bei einigen Farnen, Flora 1875, Bd. 58, S. 537.

ähnliche Bildung gewesen; dass diese Beobachtung Prantls an sich richtig war und dass die beobachtete Erscheinung auch anderswo zu finden ist, geht daraus hervor, dass Velenovský genau dasselbe von *Aspidium Thelypteris* abbildet [1]) ohne jedoch im Text die Sache zu erwähnen; in der Erklärung der Tafeln steht für den betreffenden Wulst: „Leiste, welche die beiden Gabeläste teilt".

Hatten Mettenius und Prantl also die Dichotomie auf seitliche Verästelung zurückgeführt, wobei Prantl sogar die Dichotomie als ein Dichasium auffasste, so finden wir, dass Stenzel und Velenovský viele anscheinend laterale Verzweigungen als ungleichhälftige Dichotomieen auffassen.

Beide Autoren schliessen aber einen grossen Teil der Seitenknospen, welche sie als Adventivbildungen betrachten, davon aus. Dabei gehen sie noch ungleich weit, indem Stenzel das Rhizom von *Polypodium vulgare* ausdrücklich für ein Dichopodium erklärt [2]), Velenovský dagegen von Adventivknospen spricht [3]).

Im allgemeinen können wir also sagen, dass bei den Farnen zwei verschiedene Verästelungsformen vorkommen, die seitliche und die Dichotomie, und dass ungeachtet der verschiedenen Versuche eine Zurückführung dieser beiden Prozesse auf einen gemeinsamen Vorgang noch nicht soweit gelungen ist, um von den Botanikern allgemein angenommen zu werden.

Kehren wir jetzt zu unseren eigenen Beobachtungen zurück, so haben wir zunächst zwei Fälle (Kaliwiro und Tjibodas), bei denen in typischer Form eine deutliche echte Dichotomie vorliegt. Die Zweifel, die Prantl über seine anscheinend dichotomen Objekte hegte, können

[1]) Velenovský, l. c. Tafel II Fig. 1.
[2]) Stenzel, l. c. S. 35.
[3]) Velenovský, l. c. S. 252.

hier nicht aufkommen. Andererseits haben wir zwei Fälle von seitlicher Verästelung (Sapoeran und Sendoro) in der für die Farne charakteristischen Form, wie wir sie seit Mettenius kennen: die Knospen stehen seitlich von der Blattbasis und können an beiden Seiten der Insertion oder an einer Seite ausgebildet sein, es können sogar mehr als eine Knospe an der nämlichen Seite entstehen. Diese beiden Verästelungsweisen, welche bei anderen Farnen gewöhnlich gesondert beobachtet werden, treten hier nicht allein beide neben einander auf, wahrscheinlich als Folge der nämlichen Ursache, sondern sie gehen auch deutlich, unter Bildung von Zwischenformen, ineinander über. Dieser Übergang geht in der Weise vor sich, dass von einer Dichotomie zunächst die beiden Äste ungleich stark werden, sodass der eine Ast zum Hauptast, der andere zum Seitenast wird. Sobald der stärkere Gabelast sich auf einen genügenden Bruchteil des Umkreises des Fussstückes stützt, tritt er ganz in die Verlängerung des Fussstückes; der andere Ast wird dann ganz zum Seitenast. Wenn dieser schwächere Gabelast nun noch bedeutend schwächer wird, kommt er neben dem Angularblatt als Knospe zu stehen; dadurch ist das Angularblatt dann zum Tragblatt geworden. Soweit ist alles ganz klar; nun kommt aber der grosse Sprung: statt einer Knospe können deren zwei oder mehrere an einer oder an den beiden Seiten des Tragblattes auftreten; und wenn wir die Beobachtungen von Mettenius in Betracht ziehen, sehen wir, dass die Knospen axillar werden können, oder auf dem Blattstiel überwandern oder auch unterhalb des Tragblattes zu stehen kommen.

Soweit die Tatsachen; nun aber ihre Interpretation. Geht man bei seinen Betrachtungen von der Dichotomie aus, so muss man offenbar annehmen, dass, von einem Blattzentrum aus, der Knospenagens führende Teil des Vegetationskegels in zwei oder mehrere Gebiete geteilt

werden kann. Sind nur zwei solcher Gebiete getrennt und sind diese gleich gross, oder enthalten sie wenigstens gleiche Mengen des Knospenagens, so werden diese sich zu zwei gleich starken Gabelästen ausbilden; das Blattzentrum, von dem die Wirkung ausging, wird zum Angularblatt, das natürlich zwischen beiden Gabelästen am Fussstück steht. Sind die beiden Bezirke ungleich gross, so wird der grössere zum Hauptast, der kleinere zum Seitenast, das wirksame Blattzentrum zum Tragblatt.

Sind dagegen drei oder mehrere Gebiete entstanden, so musste dieses, wenn sie alle gleich gross wären, zur Trichotomie oder Tetrachotomie führen. Bei Farnen hat man diese Erscheinungen, soweit mir bekannt ist, noch nicht gefunden, wohl bei *Selaginella*.

Velenovský hat bei mehreren Arten von *Selaginella* Trichotomie und Tetrachotomie gefunden, wobei allerdings zwei der Äste grösser sind als die anderen. Sind dagegen die drei oder mehrere Gebiete ungleich gross, so entsteht die seitliche Verästelung der Farne mit mehreren Knospen bei einem und demselben Tragblatt.

Dieser Auffassung stehen aber zwei Bedenken entgegen. Erstens ist nicht einzusehen, weshalb die Tricho- und Tetrachotomie bei den Farnen nicht vorkommen soll, wenn die Tragblätter so oft zwei oder mehrere Knospen führen. Und zum andern zeigt sich, dass eine Seitenknospe häufig unterhalb ihres Tragblattes steht; die zahlreichen Beobachtungen von Mettenius lassen darüber keinen Zweifel. Nun ist es natürlich denkbar, dass ein Blattzentrum diejenigen Teile des Vegetationskegels, welche höher als das Zentrum selbst liegen und welche von dem Blattagens noch frei sind, durch irgend eine Wirkung so beeinflusst, dass dieser in einzelne Knospenagens führende Gebiete zerlegt wird; diejenigen Teile, welche unterhalb des Zentrums liegen, sind aber alle schon von den Verbreitungskreisen durchdrungen, sodass eine Abspaltung

eines Knospenagens führenden Gebietes dort nicht mehr möglich ist und eine Neubildung des Knospenagens angenommen werden muss.

Geht man bei seinen Betrachtungen dagegen von der seitlichen Verästelung aus, so muss man annehmen, dass von einem Blattzentrum aus keine spaltende Wirkung auf das Knospenagens führende Gebiet ausgeübt wird, sondern dass einfach das Auftreten neuer Mengen Knospenagens in kleinerer oder grösserer Entfernung des Blattzentrums veranlasst wird. Die Schwierigkeit der unterhalb der Insertion stehenden Knospen flält dann natürlich fort, und auch das Auftreten mehrerer Knospen bei einem Blatte ist dann unschwer zu verstehen; es wird dann aber wieder weniger deutlich, wie diese seitliche Verästelung in Dichotomie übergehen kann. Denn wenn man sich auch vorstellen kann, dass eine Seitenknospe so hoch am Vegetationskegel gebildet wird, dass sie der Endknospe an Grösse gleich wird, so bleibt es dennoch unklar, weshalb die Knospe gerade so neben dem Vegetationspunkt zu stehen kommt, dass später das „Tragblatt" genau median zwischen den beiden Gabelsprossen steht; die Vorstellung die wir uns hier machen müssen, ist unklar und unbefriedigend.

Ist also die Weise, in der Dichotomie und laterale Verästelung in einander übergehen, theoretisch noch nicht ganz zu erklären, Tatsache ist und bleibt, dass sie es nach unseren Beobachtungen tun. Es wäre nun natürlich möglich, dass aus phylogenetischen Gründen entschieden werden könnte, dass entweder die Dichotomie oder die laterale Verästelung das Primäre wäre, sodass wir die andere Verästelungsweise aus jener ableiten müssten; weil nun aber von den Vorfahren der Filices, den Primofilices, noch so gut wie nichts bekannt ist, so ist die phylogenetische Auskunft ziemlich dürftig. Dass bei den Lycopodiaceen die Dichotomie so deutlich vorherrscht, ist bei unserer geringen Kenntnis von den Verwandtschaftsbeziehun-

gen zwischen diesen beiden Gruppen von Pteridophyten nur ein schwaches Argument für die Ursprünglichkeit der Dichotomie. Auch die Tatsache, dass die Wurzeln bei den Lycopodiaceen und unter den Filicales ebenfalls bei den Ophioglossaceen sich dichotom verästeln können, kann vielleicht einigermassen daraufhindeuten, dass die Dichotomie das Primäre ist; so lange wir aber nicht einmal wissen ob Wurzeln aus umgebildeten Stengeln hervorgegangen sind oder nicht, hat auch diese Tatsache für uns nur geringen Wert.

Bevor ich nun dazu übergehe, auseinanderzusetzen, wie man sich den Zusammenhang dieser Verästelungsweise der Farne mit derjenigen der übrigen Pteropsida denken kann, ist noch ein Punkt etwas näher zu betrachten.

Ich habe oben schon mehrfach betont, dass die hier untersuchten Fälle pathologischer Art waren, dass eine Erkrankung die Veranlassung zur Verästelung gewesen ist. Dies war insoweit aus der Beobachtung direkt abzuleiten, weil bei drei von den vier Objekten die Krankheitserscheinungen noch deutlich zu erkennen waren; zumal die nur halbentwickelten Blattnarben von dem Objekt von Sendoro waren in dieser Beziehung beredte Zeugen.

Auch schon aus einer anderen Beobachtung geht der Zusammenhang von Krankheit und Verästelung bei den Baumfarnen hervor, nämlich daraus, dass die Frequenz der Verästelung um so grösser wird, je nachdem die äusseren Verhältnisse (die Lebenslage) der Pflanzen ungünstiger werden. Bei den frei wachsenden Baumfarnen auf Java ist die Verästelung der Baumfarne eine überaus seltene, und es bedurfte des Spürsinnes des Herrn Dr. Koorders, ein so schönes Material davon aufzutreiben: unter vielen Tausenden von Exemplaren gelang es ihm, wie er mir im März 1905 schrieb, nur drei verästelte Individuen zu entdecken; in einem späteren Brief vom October 1905 erwähnte er ein viertes Exemplar. Bei

angepflanzten Exemplaren in Gärten sind die verästelten Exemplare schon verhältnismässig reicher vertreten; während meines Aufenthaltes auf Java im Jahre 1903 beobachtete ich selber schon vier Exemplare, nämlich einen im Garten in Buitenzorg, zwei im Berggarten in Tjibodas (darunter das im II. Kapitel beschriebene Exemplar) und einen in einem Privatgarten der Cinchonapflanzung Daradjat auf dem Kawah Manoek.

In den Gewächshäusern Europas scheinen die verästelten Exemplare relativ noch häufiger zu sein; Herr Hortulanus Fiet in Groningen berichtete mir wenigstens von drei verästelten Exemplaren, welche er gekannt hatte; eines von diesen, ein *Cibotium princips* (?) findet sich heute noch trocken im botanischen Museum der Universität Groningen. Bei der geringen Zahl der in Gewächshäusern kultivierten Baumfarne ist dieses ein verhältnismässig hoher Prozentsatz.

Es liegt nun nahe, wenn die Beziehung zwischen Krankheit und Verästelung angenommen wird, daraus abzuleiten, dass diese pathologischen Bildungen morphologisch nicht ohne nähere Kritik verwertet werden dürften. Ich glaube aber nicht, dass dieses in unserem Fall richtig ist. Und zwar deshalb, weil die Verästelung hier nicht als primär krankhafte Erscheinung auftritt, sondern als Reaktion der gesunden Teile auf vorhandene Krankheitserscheinungen in ihrer Nähe; diese Reaktion ist eine Lebensäusserung der Pflanze, so gut wie jede normale Erscheinung. Und weil die beiden Verästelungsweisen, welche bei anderen Farnen normal physiologisch gesondert auftreten, hier genau in derselben Weise, aber neben einander auftreten, so ist die morphologische Verwertung der auftretenden Erscheinungen gewiss eine berechtigte.

Wir kommen jetzt zu der Vergleichung der Verästelung der Farne mit derjenigen der übrigen Pteropsida, wobei

wir natürlich mit der Betrachtung der Verästelung der Gymnospermen anfangen.

Von der hochinteressanten Klasse der *Pteridospermen*, welche eine Mittelstellung zwischen den Farnen und den Cycadophyten einnehmen, ist seit kurzem wenigstens von einer Art die Verästelungsweise gut bekannt, und zwar von der überhaupt am besten bekannten Art *Lyginodendron oldhamium* Will, nach Scott sogar „the most completely known of all fossil plants"[1]). Von dieser Art hat Frl. Brenchley neuerdings eine Beschreibung zweier verästelter Exemplare veröffentlicht[2]). Die beiden Exemplare haben zusammen 13 Seitenäste, welche sämtlich axillar gestellt sind; die Zahl der Blätter, welche keine Achselknospe führen, ist jedoch derjenigen der knospenführenden Blätter überlegen; an dem einen Objekt sind nach den Diagrammen 5 Blätter mit und 5 ohne Knospen, an dem anderen 8 mit und 16 ohne vorhanden.

Bei 7 von den 13 Seitenästen sind ein oder mehrere Blätter beobachtet worden; die Stelle des ersten Blattes ist, wie aus den Diagrammen zu erkennen ist, eine regellose, bald adossiert, bald seitlich, bald vorne inseriert.

Die Übereinstimmung mit der Verästelungsweise der Farne ist also ziemlich gross; dass nur ein Teil der Blätter Knospen führt und dass die Stellung des ersten Blattes eine wechselnde ist, ist genau wie dort. Dass die Knospen axillar sind, kommt ja auch bei mehreren Farnen vor; ausserdem sagt Scott[3]) von *Lyginodendron:* „In some specimens branching of the stem has been found to be often repeated at short intervals, and in these cases it is always axillary, though it is not certain that this condi-

[1]) D. H. Scott, Studies in fossil botany, 2nd Ed. Vol. 2, 1909, S. 357.

[2]) Winifred E. Brenchley, On branching specimens of Lyginodendron oldhamium Will., Linn. Soc. 's Journal, Bot. Vol. 41, 1913, S. 349.

[3]) l. c. S. 372.

tion was constant. It is quite possible that the occurrence and mode of branching may prove to characterise distinct species still included under the collective name *L. oldhamium*".

Wenn man nun die Verästelungsweise der übrigen fossilen und rezenten Gymnospermen aus der Literatur verfolgt, so findet man für alle Familien die axillare Verzweigung angegeben, ferner, dass nur ein Teil der Blätter Knospen führt und dass bei vielen Blättern keine Achselknospe ausgebildet wird; ungenügende Auskunft über die Verästelungsweise erhält man nur bei den *Cycadeen* und ihren mesozoischen Verwandten den *Benettitaceen*. Von den letzteren bemerkt Scott:[1]) „It is probable that the position of the fructifications was axillary; in any case they were lateral branches, and cannot have been terminal on the main axis, thus differing in position from the cones of living Cycads". Wir haben hier also seitliche Knospen, deren genaue Lage unbekannt ist und welche jedenfalls nur bei einem Teil der Blätter entwickelt sind.

Die Verästelung der rezenten *Cycadeen* endlich ist ein Thema, über das unsere Kenntnisse nicht ohne kritische Beleuchtung zu verwerten sind, da die verschiedenen Autoren darüber verschiedener Ansicht sind.

Mettenius[2]) hat bei *Cycas revoluta* und *Dioon* Seitenknospen beobachtet, welche stets in der Blattachsel, seitlich von der Mittellinie des Blattes befestigt waren, und zwar dem Rand des Blattes näher als der Mittellinie[3]). Braun[4]) hat später für *Cycas* diese Angabe bestätigen

---

[1]) l. c. S. 562.

[2]) G. Mettenius, Beiträge zur Anatomie der Cycadeen, Abh. d. math. phys. Kl. k. S. Ges. d. Wiss. V, 1861, S. 565.

[3]) l. c. S. 594.

[4]) A. Braun, Die Frage nach der Gymnospermie der Cycadeen erläutert durch die Stellung dieser Familie im Stufengang des Gewächsreichs, Monatsber. k. Akad. d. Wiss. Berlin 1875, S. 241.

können und fügt noch die Beobachtung hinzu [1]), dass die Knospen über der anodischen Seite des Blattes stehen.

Von Velenovský wird dagegen bemerkt [2]), dass nach seinen Erfahrungen bei *Cycas* die Achselknospen genau median stehen und dass die ersten Schuppen transversal zur Mediane orientiert sind wie bei den Koniferen.

Sehr reiches Material von knospentragenden und verästelten Cycadeen zu beobachten hat Mary Stopes in Japan Gelegenheit gehabt [3]). Sie sagt von den von ihr beobachteten Knospen, dass sie „arise, apparently at any time and quite irregularly on the leaf-bases all over the older plants of *Cycas revoluta*." Frau Stopes betrachtet diese Knospen daher als Adventivbildungen: nach ihren Beobachtungen sind die Knospen in vielen Fällen deutlich auf den Blattbasen inseriert und nicht auf dem Stamm, in anderen Fällen war es nicht ganz sicher zu bestimmen, ob die Knospe nicht dem Stamm entsprang [4]).

Wenn wir nun der Beobachtungen Mettenius', Brauns und Venelovskýs gedenken und dem Umstand Rechnung tragen, dass Frau Stopes, die diese älteren Beobachtungen nicht erwähnt, den morphologischen Verhältnissen weniger Beachtung geschenkt hat, so können wir aus allem den Schluss ziehen, dass die Cycadeen in ihren Blattachseln normale Knospen entwickeln können, welche bald median, bald seitlich und bisweilen auch teilweise oder ganz auf der Blattbasis stehen.

Damit nähert sich die Verästelung der Cycadeen, wie man schon bemerkt haben wird, der seitlichen der Farne auffallend, was in theoretischer Hinsicht natürlich sehr wichtig ist.

---

[1]) l. c. S. 329.

[2]) Velenovský, l. c. II, S. 677.

[3]) M. C. Stopes, Adventitious budding and branching in Cycas, New Phytologist, Vol. 9, 1910, S. 235.

[4]) l. c. S. 237.

In allen diesen Fällen waren es nun bloss kleinere, spät sich entwickelnde Seitenknospen von denen die Rede war; bisweilen zeigen die Cycadeen bekanntlich auch eine anscheinend dichotome Verästelung ihres Stammes. Von diesen Fällen sind in der Literatur zwei Beschreibungen veröffentlicht worden, und zwar von Warming[1]) für *Ceratozamia longifolia*, und von Solms Laubach[2]) für *Stangeria*. In diesen beiden Fällen kommen die Autoren zu dem Schluss, dass sich eine Seitenknospe entwickelt hat, welche aber nicht in der Achsel eines Blattes, sondern seitlich neben ihrem Tragblatt steht; die von Mettenius und Braun beobachtete seitliche Stellung der später sich ausbildenden Knospen wird dadurch also bestätigt.

Dichotome Verästelung ist bis jetzt bei den Cycadeen noch nicht beobachtet worden. Die Verästelung der Cycadeen zeigt also einerseits grosse Übereinstimmung mit derjenigen der Angiospermen, weil die Knospen Achselknospen sind, hat aber andererseits deutliche Anklänge an der Verästelung der Farne aufzuweisen, indem die Knospen nicht immer in der Medianebene des Tragblattes stehen und wahrscheinlich auch teilweise auf den Blattstiel übergreifen.

Gehen wir nun endlich zu den Angiospermen über, so ist hier bekanntlich die Stellung der Knospen axillar, und nahezu alle Blätter haben eine Achselknospe. Blätter ohne Achselknospe findet man fast nur in den Blumen; vegetative Blätter ohne Knospe gehören zu den Seltenheiten.

Ist also die Bildung von axillaren Knospen bei allen Blättern die Regel, so sind doch bei vielen Pflanzen kleinere oder grössere Variationen dieses Verhältnisses zu finden.

---

[1]) E. Warming, Undersøgelser og Betragtninger over Cycadeerne, Oversigt over det K. Danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger, 1877, S. 88.

[2]) H. Graf zu Solms Laubach, Die Sprossfolge der Stangeria und der übrigen Cycadeen, Bot. Zg. 48, 1890, Sp. 177.

Zuerst können wir hier davon die ziemlich häufigen Blätter mit mehreren Achselknospen nennen, welche noch wieder in zwei Kategorien zu verteilen sind, die mit serialen und die mit collateralen Knospen; näheres findet man hierüber bei Velenovský [1]). Eine zweite Abweichung, welche viel seltener ist, zeigt sich darin, dass die Knospen nicht in der Medianebene des Tragblattes stehen, sondern, wie bei den Farnen und den Cycadeen, etwas seitlich verschoben. Dieses kommt z. B. bei *Fagus silvatica*, bei den Laubknospen sowie bei den Infloreszenzknospen vor [2]); die beiden Zeilen der Blätter sind an der Unterseite des Sprosses in etwa 90° Entfernung von einander inseriert; die Knospen stehen jedoch in zwei etwa um 180° von einander abstehenden Orthostichen.

Ähnliches haben wir nach Braun [3]) bei *Acorus*, *Monstera*, *Butomus*, wo die beiden Blattzeilen an der Oberseite des niederliegenden Stengels zusammengerückt sind, und die Knospen rein seitlich stehen, und bei *Hydrophyllum*, wo die Blätter rein seitlich stehen, und die beiden Knospenzeilen einander nach unten genähert sind. Weitere, vielleicht noch bessere Beispiele sind die Knospen in den Achseln des zweikieligen adossierten Vorblattes der Monokotylen, welche bald median, bald seitlich stehen [4]), die Infloreszenzzweige von *Raphia Ruffia* [5]) und die Achselknospen mancher Cucurbitaceen [6]).

---

[1]) J. Velenovský, l. c. II, S. 684—696,

[2]) Vgl. namentlich A. W. Eichler, Blüthendiagramme II, Leipzig 1878, S. 24, Fig. 10 D.

[3]) A. Braun, Die Frage nach der Gymnospermie u.s.w., l. c. S. 329.

[4]) Vgl. Th. Irmisch, Morphologische Mittheilungen über die Verzweigung einiger Monocotylen, Bot. Zg. 13, 1855, S. 41, J. C. Schoute, Die Bestockung des Getreides, Verh. Kon. Akad. Amsterdam, 2e Sect. Vol. XV, 2, 1910, S. 9—11.

[5]) A. W. Eichler, Blüthendiagramme I, 1875, S. 107, Fig. 49A.

[6]) Eichler, Ibid. S. 317, wo auch die Literatur der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen über die Stellung dieser Knospen angegeben ist.

Eine dritte Gruppe von Abweichungen bilden die allbekannten Verschiebungen der Brakteen auf die Blütenstiele, wie sie mehrere Pflanzen aufweisen [1]). Man pflegt dieses als eine kongenitale Verwachsung von Tragblatt und Seitenspross zu betrachten; man könnte aber in vielen Fällen ebensogut von einem blattbürtigen Seitenspross reden. Tatsächlich ist das Verhältnis das völlige Analogon der von Mettenius bei mehreren Farnen und von Mary Stopes bei *Cycas* namhaft gemachten Erscheinungen.

Nun werde ich selbstverständlich nicht so weit gehen, dass ich behaupte, alle diese Erscheinungen seien Reminiszenzen an die farnartigen Vorfahren, die Primofilices; es können dabei ebensogut sekundäre Erscheinungen allerlei Art in Betracht kommen, welche mit dem phylogenetischen Zusammenhang nichts gemein haben. Wenn wir aber andererseits bedenken, dass die Seitenknospen bei den Farnen die verschiedensten Stellungen in Bezug auf das Tragblatt einnehmen können, dass bei den Cycadeen die Stellung schon etwas weniger variiert und dass sie bei den Angiospermen nur noch bisweilen von der medianen achselständigen Stellung abweicht, so kann man nicht umhin, darin einen fortschreitenden Stabilisierungsvorgang anzuerkennen.

Wenn dieses aber so ist, so muss auch die Verästelung der Angiospermen derjenigen der Farne homolog sein, und wir müssen also annehmen, dass der nämliche Vorgang, der sowohl der dichotomen wie der seitlichen Verästelung der Farne unterliegt, ebenfalls bei der seitlichen Verästelung der Angiospermen stattfindet; im Grunde wäre also die Verästelungsweise bei allen Pteropsida die gleiche.

Dabei hat sich dann im Lauf der Stammesgeschichte dieser Verästelungsvorgang immer mehr und mehr in einer genau bestimmten Form und einer bestimmten Folge der

---

[1]) Vgl. z. B. Velenovský, l. c. S. 607.

Erscheinungen festgelegt; wir sehen ja, dass, während bei den Farnen und bei *Lyginodendron* die Stellung des ersten Blattes der Knospe noch eine regellose ist, sie bei den Angiospermen eine sehr bestimmte geworden ist.

Bevor wir aber die Homologie der Verästelung aller Pteropsida ganz annehmen können, haben wir noch zwei Erscheinungen der Angiospermen im Lichte dieser Auffassungen zu betrachten, nämlich die bei Fasziationen häufig auftretende Spaltung des Stengels und die Dichotomie der Palmen.

In der vorläufigen Mitteilung habe ich schon darauf aufmerksam gemacht, dass Church dichotome Teilungen von fasziierten *Helianthus*-köpfchen beschrieben hat [1]); die Teilung kann in der vegetativen Region stattfinden, gerade ausserhalb des Involukrums oder innerhalb des Involukrums; im ersten Fall entstehen Köpfchenpaare, im zweiten Zwillingsköpfchen, im dritten zweiäugige Köpfchen.

Ich hätte dem noch hinzufügen können, dass auch schon früher von anderen Autoren nachdrücklich auf den Zusammenhang von Fasziation und Dichotomie hingewiesen worden war, so von Delpino [2]) und sogar schon 1837 von Brongniart [3]).

Wenn also die Angiospermen unter dem Einfluss der Verbänderung imstande sind, ihren Stengel zu dichoto-

[1]) A. H. Church, Relation of phyllotaxis to mechanical laws, London 1904, S. 352.

[2]) F. Delpino, Teoria generale della fillotassi, Genova, 1883. Auf S. 208 sagt Delpino von den Achselknospen seiner „foglie sdoppiati" dass sie sich spalten, „non già per via di ramificazione, ma per un fenomeno di *vera dicotomia*, mediante scissione del cono vegetativo".

[3]) Ad. Brongniart, Histoire des végétaux fossiles ou recherches botaniques et géologiques sur les végétaux renfermés dans les diverses couches du globe II. Paris 1837; auf S. 4 sagt der Autor: „on le voit quelquefois parmi les plantes phanérogames, dans les tiges monstrueuses dites fasciées qui seules me paraissent offrir un mode de division analogue, malgré son irrégularité, à celui des Lycopodiacées".

mieren, so müssen wir uns hier natürlich die Frage stellen, ob dieses dieselbe Erscheinung ist wie die Dichotomie der Farne oder nicht.

Die Fasziation besteht nun, soviel wir wissen, darin, dass statt eines Vegetationspunktes sich eine gerade oder gebogene Vegetationslinie entwickelt [1]) oder unter Umständen sogar eine ringförmige [2]) oder drei oder vierstrahlige Figur [3]). Welche die Ursachen dieser Erscheinung sind, ist bis jetzt noch gar nicht bekannt; nach unseren Auffassungen muss sie aber von einer aus unbekannten Ursachen entstehenden abnormen Verteilung des Knospenagens bedingt sein. Das Knospenagens übt bei einem normalen Vegetationskegel seine Wirkung in einem Kreise aus, und bei dem fortwährenden Wachstum des Scheitels muss in irgend einer Weise dafür gesorgt werden, dass immer am Vegetationskegel die Wirkung des Knospenagens erneut wird. Wenn nun durch unbekannte Ursachen die Stelle, von der die Wirkung ausgeht (oder auf die sich das Agens zurückzieht und wo es sich sammelt) nicht mehr ein Punkt oder ein Kreis, sondern eine Linie oder Ellipse oder eine andre Figur wird, so müssen die bekannten Erscheinungen der Fasziation alle naturgemäss eintreten. Dass die Blattstellung dabei meistens regellos wird, versteht sich von selbst; nur unter besonderen Umständen wird eine regelmässige Stellung resultieren können. Max Streitwolf [4]) gibt von zwei verbänderten Spargelstengeln an [5]), die Blattstellung zeigte eine gewisse Ordnung, „sodass

---

[1]) A. Nestler, Untersuchungen über Fasciationen, Österr. Bot. Zeitschr. 44. Jahrg. 1894, Wien, S. 343; vergl. auch Fig. 82 auf S. 223 in A. H. Church, Relation of phyllotaxis to mechanical laws, London, 1904.

[2]) Siehe oben S. 157.

[3]) Hugo de Vries, Die Mutationstheorie II, Leipzig 1903, S. 548.

[4]) Max Streitwolf, Über Fasciationen, Inaug. Diss. Kiel, 1912

[5]) l. c. S. 16.

es sogar möglich war Parastichen zu zählen", in den beiden Fällen war die Stellung 20 — 24. Ich möchte daher die normal auftretende Unregelmässigkeit der Blattstellung auch nicht als eine der grundlegenden Erscheinungen der Fasziation, sondern nur als deren Folge betrachten. Dass dabei auch häufig Spaltungen auftreten, ist eine ebenso natürliche Sache. Denn wo die runde Form des Verbreitungsgebietes des Knospenagens die normale ist, ist es selbstverständlich, dass dort, wo diese Form elliptisch oder noch anders geworden ist, diese Verteilungsfigur bei fortschreitendem Wachstum in einzelnen kleineren Bezirken auseinanderfallen kann; ist doch in den normalen Fällen einer der Hauptcharaktere des Verbreitungsgebietes des Knospenagens, dass es am Rande fortwährend bestimmte Zonen verliert, während das Wachstum innerhalb des Bezirkes die Grösse des Verbreitungsgebietes auf gleicher Höhe erhält. Die so entstandenen gesonderten Bezirke können dabei selbst noch wieder von der Kreisform abweichen, sodass die entstehenden Gabeläste noch fasziiert sind, oder sie können rund sein und normale Äste erzeugen.

Wenn wir diese Auffassungen einstweilen als richtig annehmen, so braucht es nicht näher beleuchtet zu werden, dass diese Verästelung unbedingt als eine dichotome zu betrachten ist; von der Dichotomie der Farne unterscheidet sie sich aber dadurch, dass hier keine Beziehung zwischen der Verästelung und einem der Blätter, dem Angularblatt, vorliegt.

Diejenige Verästelung, deren Einheit bei allen Pteropsiden wir hier zu begründen versucht haben, war nun gerade durch die Beziehung zwischen dem Angular- bezw. Tragblatt und der Verästelung gekennzeichnet; der Vorgang, durch den diese Beziehung bedingt wird, fehlt also bei der Fasziation und der damit verbundenen Dichotomie wahrscheinlich ganz.

Die normale Verästelung der Pteropsiden betrachte ich

daher als einen von der Fasziationsdichotomie grundverschiedenen Vorgang. Ob letztere vielleicht mit der Dichotomie derjenigen Lebermoose, denen das Angularblatt fehlt [1]), oder mit der Dichotomie von den Wurzeln der Lycopodiaceen homolog ist, ist eine Frage, zu deren Beantwortung uns sogar die vorläufigen Ansätze fehlen.

Die zweite Erscheinung, welche uns noch zu betrachten übrig bleibt, ist die Dichotomie der Palmen. Wir finden bei *Hyphaene* [2]) eine regelrechte Dichotomie, wobei ein Angularblatt zwischen den beiden Gabelzweigen an dem Fussstück steht; von der Dichotomie der Farne unterscheidet sich die von *Hyphaene* aber dadurch, dass alle Blätter, das Angularblatt einbegriffen, eine Achselknospe führen.

Dass diese merkwürdigen Verhältnisse unter den Palmen nicht auf *Hyphaene* beschränkt sind, hat neuerdings Velenovský nachgewiesen [3]), indem er eine ganz ähnliche Dichotomie bei *Chamaedorea Martiana* Wendl aufgefunden hat. Das Angularblatt steht dort ebenfalls zwischen den beiden Gabelzweigen; ob auch eine Achselknospe bei dem Angularblatt vorhanden ist, wird nicht erwähnt.

Ist diese Dichotomie der Palmen nun mit der oben erkannten allgemeinen Pteropsidenverästelung homolog? Obwohl sich eine Antwort auf diese Frage nicht mit Gewissheit geben lässt, neige ich doch dahin, eine Homologie zu verneinen, und zwar aus zwei Gründen; erstens weil zwischen der Dichotomie der Palmen und der Axillarverzweigung keine Übergänge bestehen, und zweitens, weil das Angularblatt eine normale Achselknospe führt.

---

[1]) Vergl. M. Servit, Über die Verzweigungsart der Muscineen, Beihefte Bot. Centr. Bd. 22, 1, 1907, S. 287.

[2]) J. C. Schoute, Über die Verästelung bei monokotylen Bäumen II, Die Verästelung von Hyphaene, Dieses Recueil, Vol 6, 1909, S. 211.

[3]) J. Velenovský, Vergleichende Morphologie der Pflanzen IV (Supplement), Prag. 1913, S. 114—116.

Wenn die uns gänzlich unbekannte Wirkung, welche bei den Pteropsida von einem Blatte ausgehend einen neuen Vegetationspunkt entstehen lässt, sich so verändern konnte dass dadurch die Dichotomie der Palmen entstand, so wäre es, wenn auch nicht unmöglich, doch nicht zu erwarten dass zu gleicher Zeit eine Beiknospe gebildet werden würde, welche die Stelle der Achselknospe einnähme; und wenn dies doch stattfinden würde (die immer auftretende Beiknospe in der Achsel derjenigen Blätter von Vitis, welche den Ranken gegenüber stehen, zeigt uns eine Analogie dazu), so könnte man doch bisweilen Übergangsformen zwischen lateraler Verästelung und Dichotomie erwarten. Solche Übergänge sind aber bis jetzt bei den Angiospermen noch nicht beobachtet worden. Was in der Literatur als solche erwähnt wurde, war nur die verfrühte Ausbildung einer Axillarknospe, welche dadurch dem Hauptstamm gleich wurde; durch ihre Lage in der Achsel des Tragblattes blieb die Knospe aber eine Achselknospe, und es war von einem Übergang zur Dichotomie der Farne nicht die Rede [1]).

Wenn aber auch künftighin bei erneuter Untersuchung von reichlichem Palmenmaterial wirkliche Übergänge zwischen den beiden Verästelungsweisen nicht gefunden werden, so liegt der Schluss nahe, dass die unzweideutige Beziehung zwischen dem Angularblatt von *Hyphaene* und der Lage der beiden Gabeläste nicht eine Auferstehung des bei den Farnen in den Dichotomien sich abspielenden Prozesses, sondern ein neuer, spontan aufgetretener Vorgang sein muss; ein Vorgang, der, bei aller Ähnlichkeit mit der Dichotomie der Farne, damit nicht homolog, sondern nur analog ist.

Wir kommen also einstweilen zu der Ansicht, dass neben der allgemeinen Pteropsidenverästelung bei den

[1]) Vgl. Die Verästelung von *Hyphaene*, l. c. S. 226.

Phanerogamen noch drei andere Verästelungsweisen als zufällige oder seltene Erscheinungen auftreten können: die Adventivknospenbildung, die mit Fasziation verbundene Dichotomie und die Dichotomie der Palmen. Die beiden zuletzt genannten Erscheinungen zeigen vielleicht einige innere Verwandtschaft, sie sind aber dadurch deutlich verschieden voneinander, dass in dem einen Fall keine Beziehung zu den Blättern besteht, während in dem letztgenannten Fall ein deutliches Angularblatt vorhanden ist, dessen Lage die der Gabeläste bedingt [1]).

Zusammenfassung der Ergebnisse und Folgerungen.

1. Bei einem und demselben Farnstamm können die Blattnarben einander in den höheren Teilen deutlich berühren, während sie in den unteren Teilen des Stammes weit auseinander stehen, ohne dass die Blattstellung sich dabei ändert; wir schliessen daraus auf die Bedeutungslosigkeit des sog. Kontaktes für die Blattstellung.

2. Wo die Blattnarben frei stehen, sind sie etwa oval; wo sie einander berühren, platten sie sich an den Berührungsstellen ab. Ist bei gedrängter Stellung der Blätter ein Blatt abortiert, so dehnen die benachbarten Blätter ihre Insertionen unter Verlust ihrer Symmetrie auf den freigewordenen Platz aus. Wir sehen darin den Beweis für die Entwicklung der Blätter von einer zentralen Stelle aus und zugleich dafür, dass nicht die Blattstellung von der Insertionsform oder -grösse der Blätter abhängt, sondern umgekehrt die Insertionsform von der Blattstellung.

---

[1]) Velenovský kehrt das Verhältnis um (l. c. IV, S. 112) und betrachtet die Lage des Angularblattes als durch die Lage der Gabeläste bedingt. Diese Auffassung lässt sich durch meine Beobachtungen nicht bestätigen, ich kann ihr deshalb nicht beipflichten.

3. Bei den sich sonst nicht verästelnden Baumfarnen kann durch Krankheit eine Verästelung veranlasst werden, welche dichotom oder seitlich sein kann. Im ersten Fall kann der Sattel der Dichotomie durch die Krankheit so beeinflusst sein, dass der Abschluss der Gewebe mangelhaft wird und dass ein „Trichter" entsteht. Die Oberfläche dieses Trichters kann von einem verarmten Hautgewebe oder sogar von Wundsklerenchym gebildet werden.

4. An den einander zugekehrten Seiten der Gabeläste können in diesen Fällen normale oder auch mehr oder weniger abortierte Blätter entstehen, welche nicht wie sonst auf dem Kreuzungspunkt zweier Parastichen liegen, sondern nur auf einem Parastichen; wir leiten daraus ab, dass den Parastichen an sich kein ortsbestimmender Einfluss auf die Blätter zukommt.

5. Die Blattspuren dieser Blätter mit besonderer Stellung laufen in dem Stamm den Trichter entlang herunter und hören wenigstens zum Teil ohne Zusammenhang mit den übrigen Vaskularmassen auf. Diese Beobachtung und die von Hugo de Vries und Nestler beschriebenen völlig analogen Beobachtungen an Ringfasziationen, sind für unsere Theorie deshalb wichtig, weil die in der Literatur verteidigte Ansicht, dass die Blattspuren akropetal angelegt werden, — eine Ansicht, welche sich nicht mit unsrer Theorie verträgt, — dadurch widerlegt wird.

6. Bei diesen Baumfarnen kommen an den dünneren Seitenästen Stellungen der Hauptreihe vor, an den dicken Ästen und Stämmen ist eine bisher unerklärte Neigung zu Wirtelstellungen vorhanden.

7. Die Stellung des ersten Blattes bei den Seitenzweigen ist bei unseren Baumfarnen ohne erkennbares Regelmass.

8. Bei zweien von diesen Objekten waren Übergänge zwischen der Dichotomie und der seitlichen Verästelung zu beobachten; aus dieser Erscheinung leiten wir ab, dass beide Verästelungsweisen im Grunde auf einem und dem-

selben Vorgang beruhen und dass Angularblatt und Tragblatt homologe Bildungen sind.

9. Durch diese zuletztgenannte Auffassung werden wir veranlasst, die Verästelung der Pteropsida im allgemeinen zu betrachten. Wir müssen dann bedenken:

a. Die Farne, welche den gemeinschaftlichen Vorfahren der Pteropsida am nächsten stehen, haben allgemein entweder Dichotomie mit einem Angularblatt oder seitliche Verästelung, genau so, wie es bei unseren Objekten auftritt.

b. Die Gymnospermen, namentlich die Cycadeen, sind in ihrer Verästelung in mancher Hinsicht intermediär zwischen den sich lateral verästelnden Farnen und den Angiospermen.

Wir kommen dadurch zu der Auffassung, dass die normale Verästelung aller Pteropsida die nämliche Erscheinung ist und auf demselben Vorgang in der Pflanze beruht.

Neben dieser normalen Pteropsiden-Verästelung finden wir dann bei den Angiospermen noch die Adventivverzweigung, die mit Fasziation verbundene Dichotomie und die Dichotomie von einigen Palmarten; diese drei Erscheinungen sind wahrscheinlich voneinander und von der normalen Verästelung verschieden.

Bussum, März 1914.

VERZEICHNIS DER TEXTFIGUREN.

Objekt von **Kaliwiro.**

Fig. 1. Habitusskizze S. 97, Fig. 2. Oberflächenzeichnung S. 99.

Objekt von **Tjibodas.**

Fig. 3. Stück von vier Seiten betrachtet S. 108, Fig. 4. Sattel von oben gesehen S. 109.

Objekt von **Sapoeran.**

Fig. 5. Habitusskizze S. 121, Fig. 6. Schema Blattstellung Fussstück S. 125, Fig. 7. Blattstellung der drei Äste S. 127.

Objekt von **Sendoro.**

Fig. 8. Habitusskizze S. 131, Fig. 9. Bezeichnung der Lage der Äste S. 132, Fig. 10. Stück A, Oberflächenzeichnung S. 134, Fig. 11. Stück B von zwei Seiten, S. 135, Fig. 12. Stück C von zwei Seiten, S. 141, Fig. 13—16. Diagramme der Knospenstellung, S. 143—147, Fig. 17. Stück D und E, Oberflächenzeichnung, S. 150.

ERKLÄRUNG DER TAFELN.

Tafel V. Objekt von **Kaliwiro,** Verästelungsstück schräg von oben gesehen. W = Wulst zwischen den beiden Gabelästen, A = Angularblatt. Der eine Gabelast ist grossenteils abgebrochen.

Tafel VI. Dasselbe Stück, von der anderen Seite gesehen. Etwa $\frac{1}{2}$ nat. Grösse.

Tafel VII. Obere Figur. Dasselbe Stück, von unten durch die Röhre des Fussstückes gegen den Sattel der Dichotomie gesehen. Das Objektiv stand in der Röhre des Fussstückes, daher ist diese Röhre selbst nicht scharf; man sieht rechts in die Röhre des einen Gabelastes. A = Blattlücke des Angularblattes, B = die normaler Blätter.

Untere Figur. Dasselbe Objekt, höherer Teil eines der beiden Gabeläste. Etwa $\frac{2}{5}$ natürl. Grösse.

Tafel VIII. Objekt von **Tjibodas,** aus der Wurzelmasse freipräpariert. Etwa $\frac{1}{3}$ natürlicher Grösse.

Tafel IX. Dasselbe Objekt von einer anderen Seite betrachtet.

Tafel X. Fig. 1. Dasselbe Objekt, nachdem es ganz entzwei gebrochen ist und das Mark aus der in der Mitte stehenden Hälfte herausgeholt worden ist.

Fig. 2. Umrisszeichnung derselben Stücke. T = Trichter, W = Wurzelmasse, ä = äussere, i = innere Sklerenchymplatte.

Fig. 3. Umrisszeichnung nach Tafel XI, 1—3 normale Xylemteile, 4—8 abnormale Teile.

Tafel XI. Die in Fig. 2 von Tafel X durch 3 angedeutete Stelle in natürlicher Grösse. Das Xylem, in Fig. 3 schwarz angedeutet, ist zu erkennen.

Tafel XII. Obere Figur. Dasselbe Objekt. Querschnitt durch das Gewebe des Trichters. Links ein Teil einer dem Gewebe noch anhaftenden Adventivwurzel.

Untere Figur. Objekt von **Sapoeran.** Querschnitt durch das Wundsklerenchym und das diesem anhaftende Markparenchym.

Tafel XIII. Objekt von Sapoeran. Etwa $\frac{2}{5}$ natürl. Grösse.

Tafel XIV. Dasselbe Objekt von der gegenüberliegenden Seite.

Tafel XV. Dasselbe Objekt von unten her betrachtet.

Der Querschnitt des Fussstückes ist sichelförmig; die Konkavseite ist nur von Wundsklerenchym begrenzt; die Vaskularmassen fehlen dort.

Tafel XVI. Objekt von **Sendoro,** Stück B von der Angularblattseite. Etwa $\frac{3}{5}$ natürlicher Grösse.

Tafel XVII. Dasselbe Stück von der gegenüberliegenden Seite. Unten zwei nur teilweise normal ausgebildete Blattnarben.

Tafel XVIII. Dasselbe Stück von unten her betrachtet. Man sieht durch den bei dem Eintrocknen stark erweiterten Trichter zwischen den beiden Gabelästen hindurch. Um den Trichter herum fehlen die Gefässmassen.

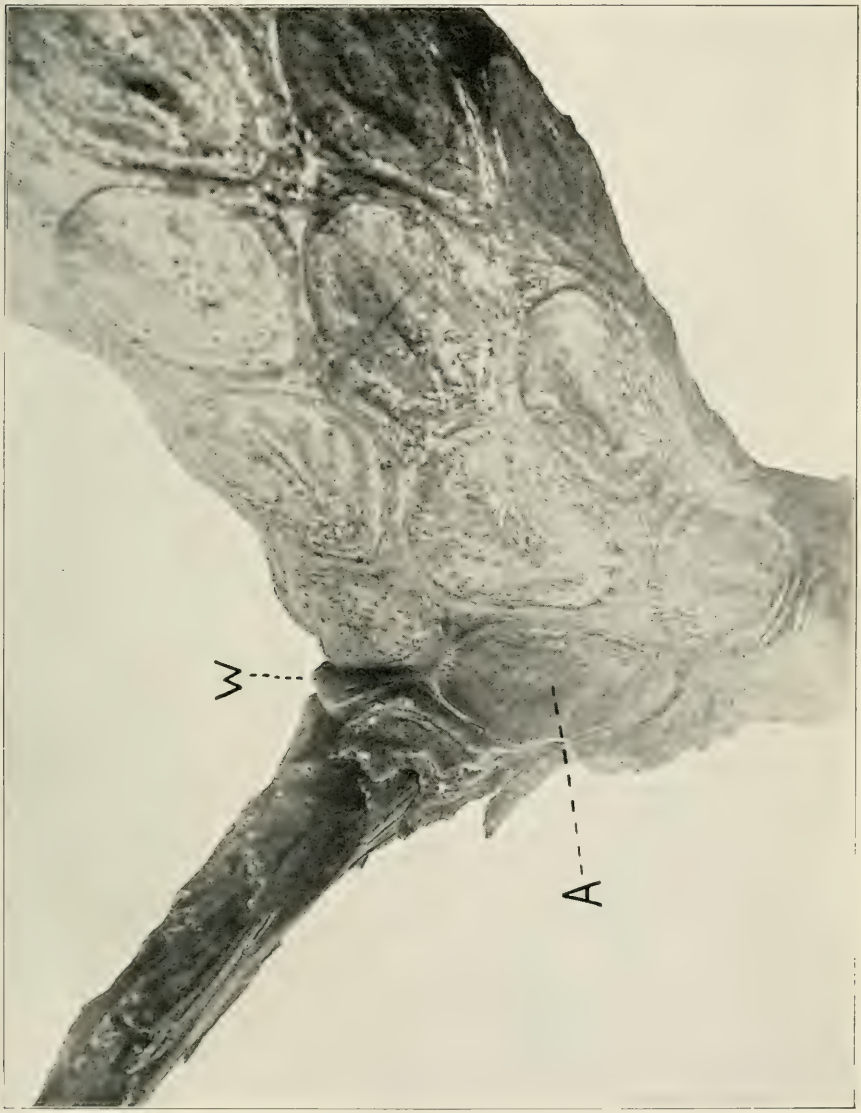
Tafel XIX. Stück C des nämlichen Objektes. Etwa 0,3 nat. Grösse.

Tafel XX. Dasselbe Stück von der gegenüberliegenden Seite.

Tafel XXI. Stück E des nämlichen Objektes in natürl. Grösse. In dem drittunteren abgebildeten Wirtel fehlt ein Blatt vollständig.

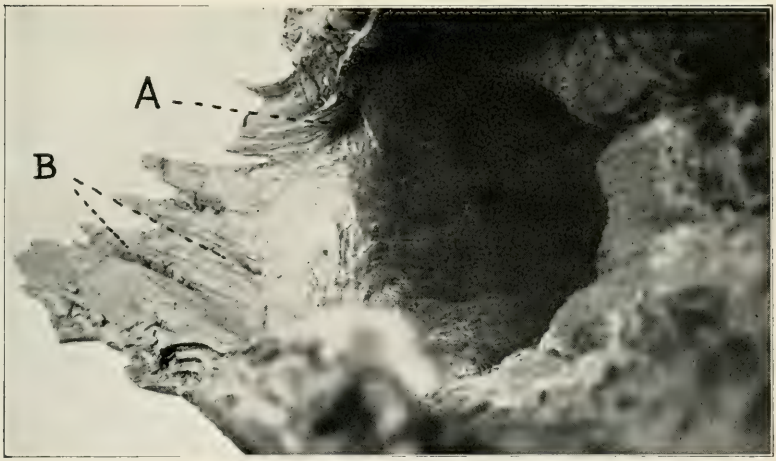
INHALTSÜBERSICHT.

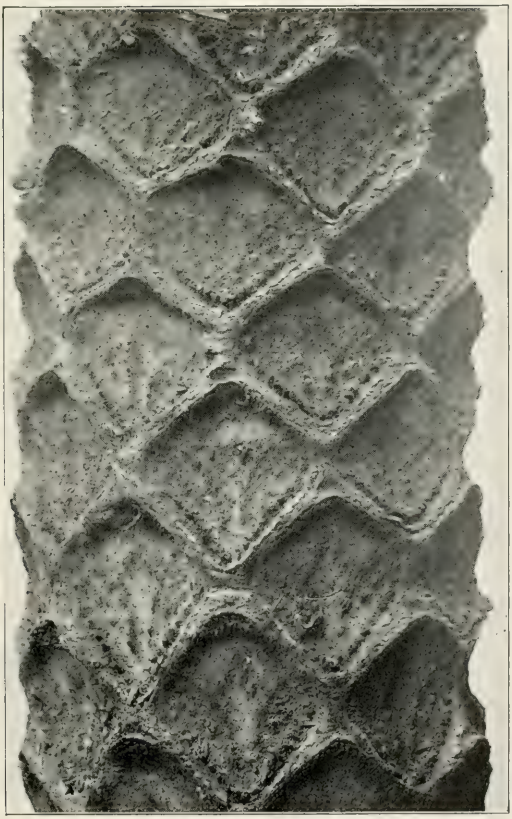
	Seite.
Einleitung	95
I. Kap. Objekt von Kaliwiro	98
II. Kap. Objekt von Tjibodas	107
III. Kap. Objekt von Sapoeran	122
IV. Kap. Objekt von Sendoro	132
V. Kap. Ergebnisse und allgemeine Betrachtungen	154
§ 1. Ergebnisse für die Blattstellungslehre	154
§ 2. Die Verästelung der *Pteropsida*	160
Zusammenfassung der Ergebnisse und Folgerungen	187



Objekt von Kaliwiro.

Objekt von Kaliwiro.





Objekt von Kaliwiro.

Objekt von Tjibodas.

Objekt von Tjibodas.

Fig. 1.

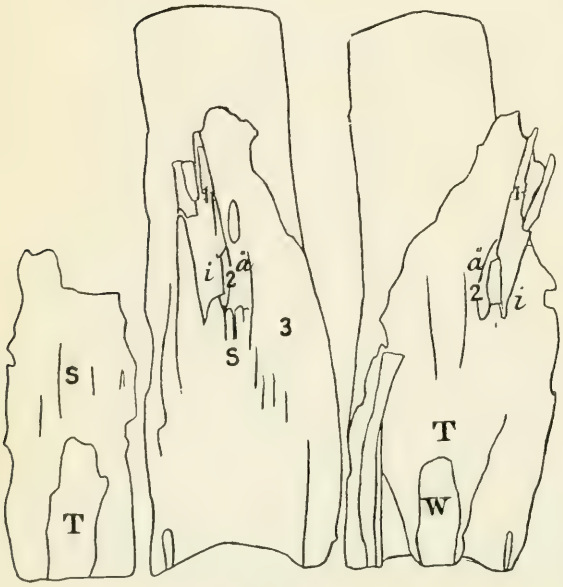


Fig. 2.

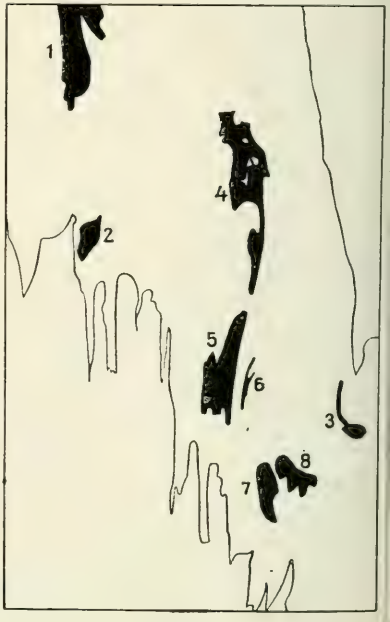
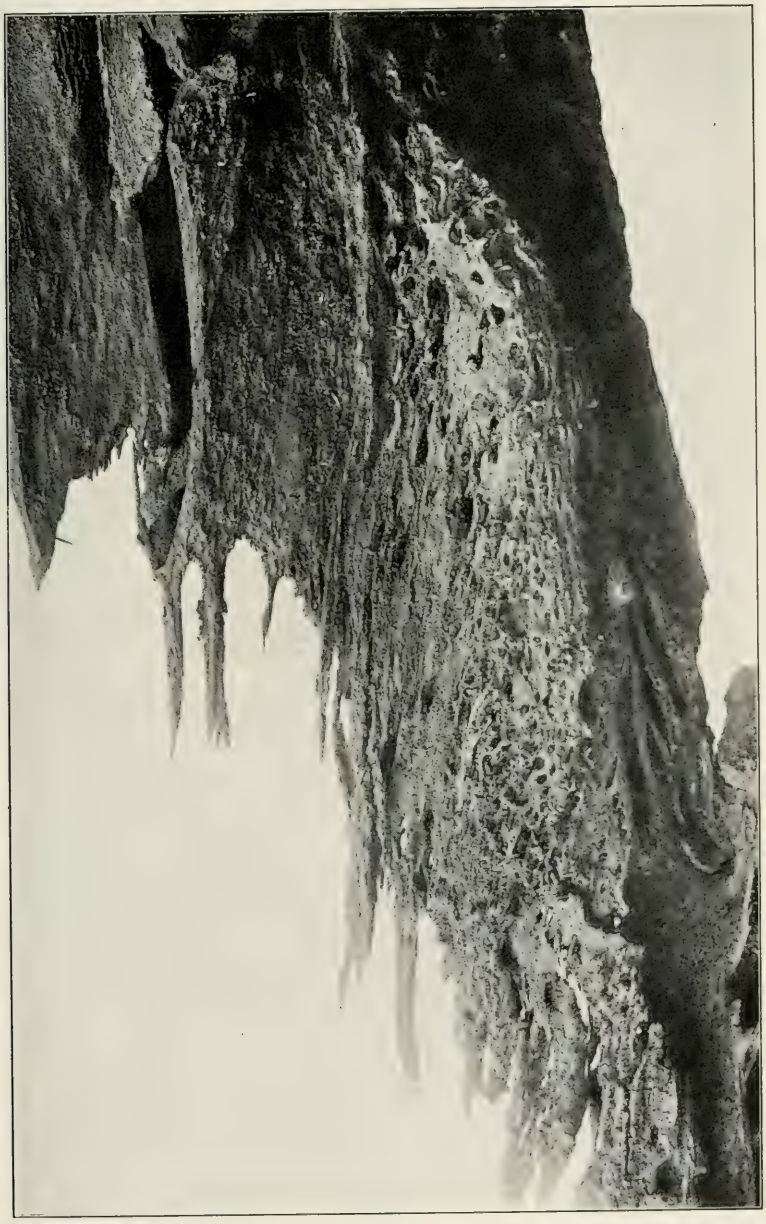
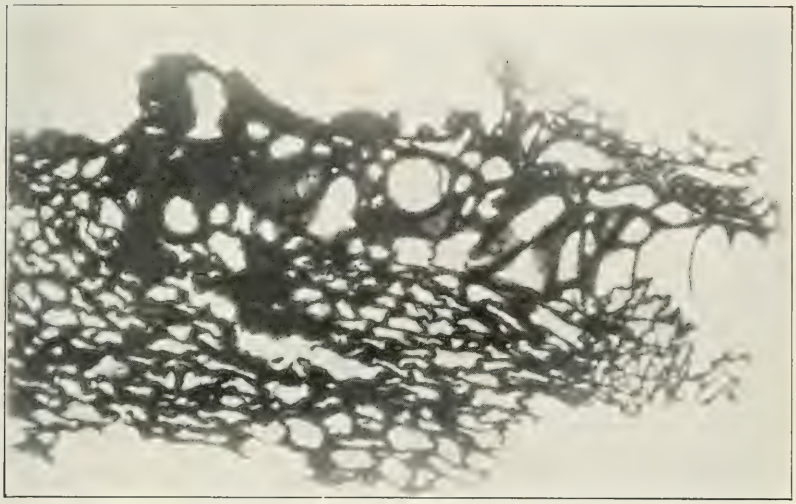


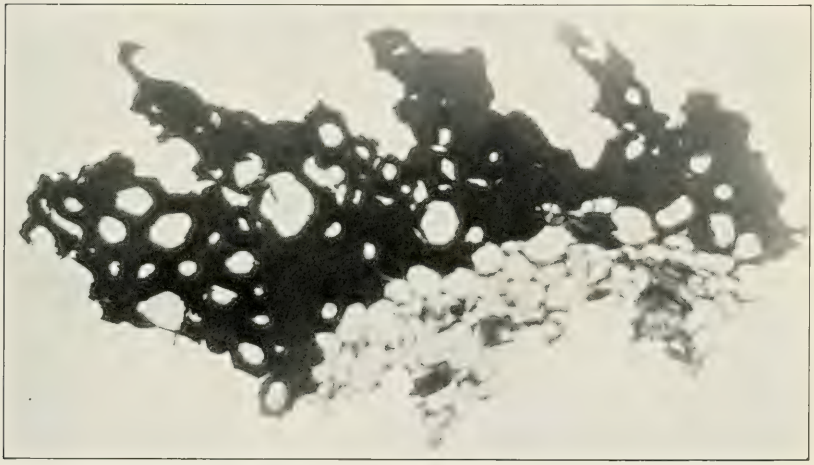
Fig. 3.



Objekt von Tjibodas.



Objekt von Tjibodas.



Objekt von Sapoeran.

Objekt von Sapoeran.

Objekt von Sapoeran.

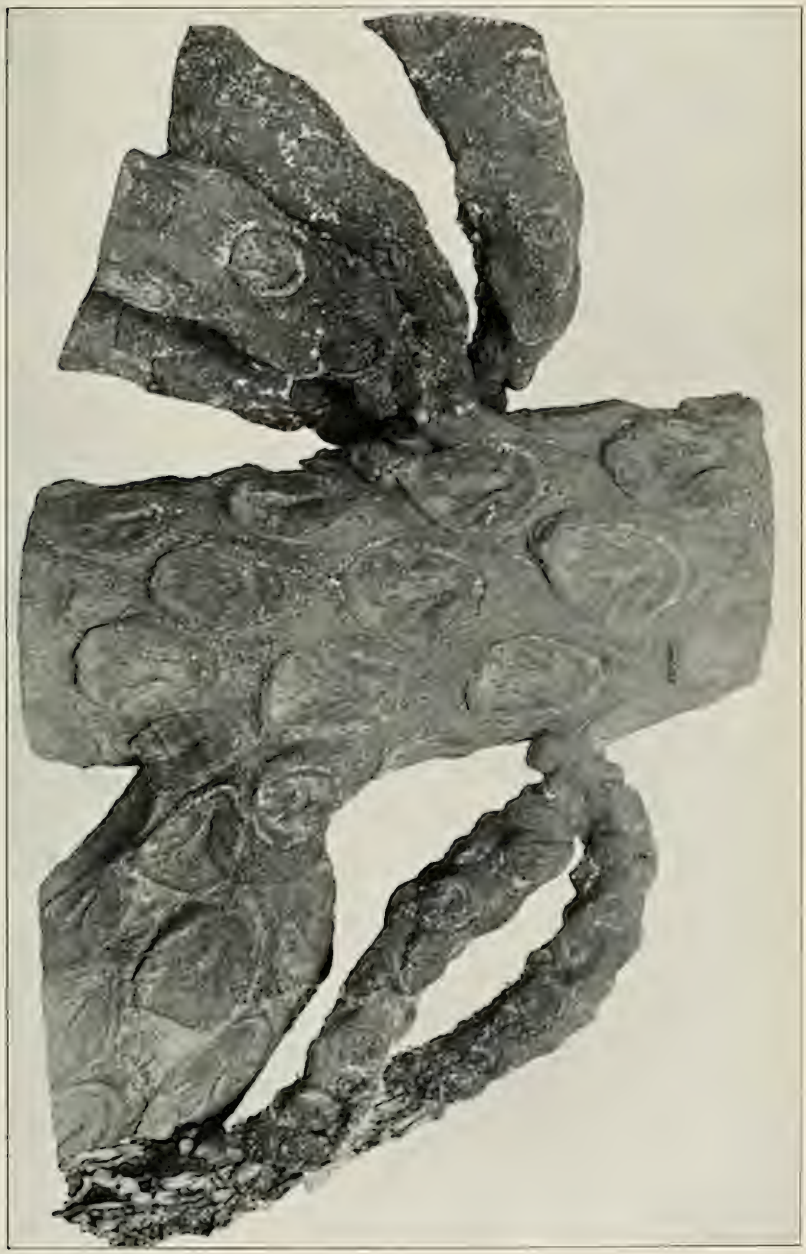
Objekt von Sapoeran.

Objekt von Sendoro, Stück B.

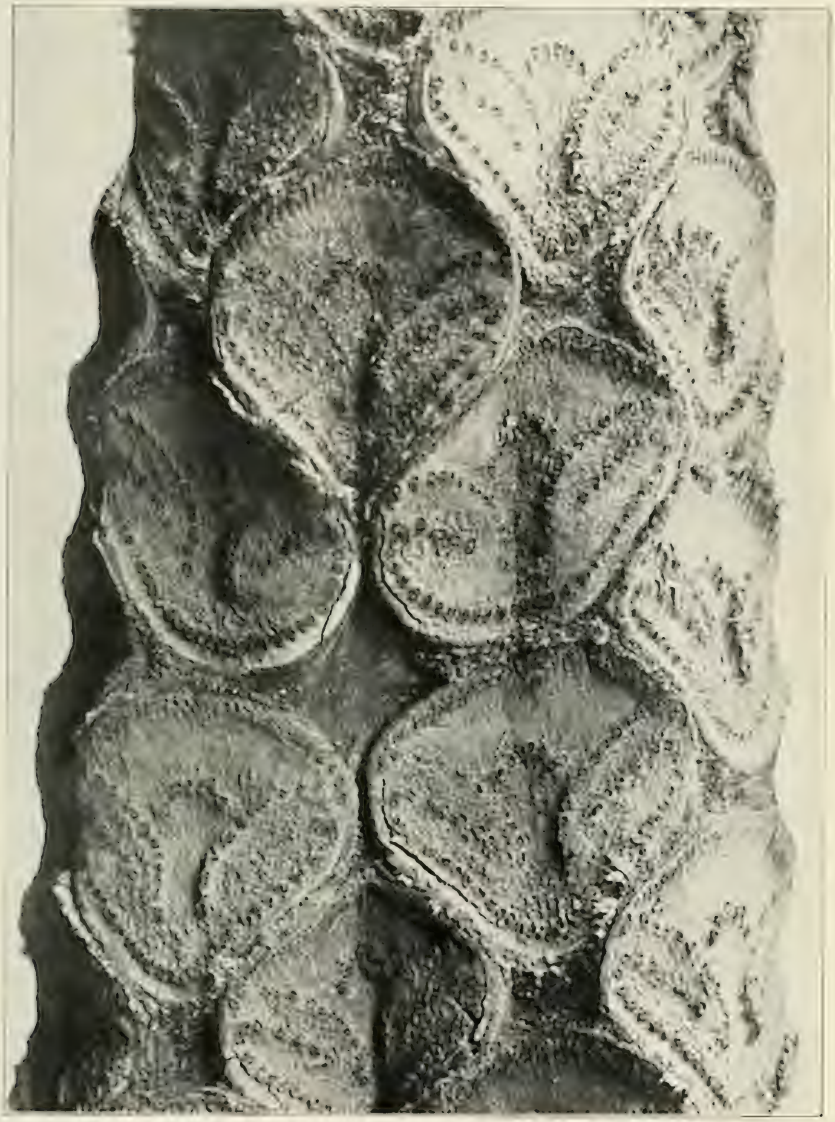
Objekt von Sendoro, Stück B.

Objekt von Sendoro, Stück B.

Objekt von Sendoro, Stück C.



Objekt von Sendoro, Stück C.



Objekt von Sendoro, Stück E.

SOMMAIRE.

J. C. Schoute. Beiträge zur Blattstellungslehre II. Über verästelte Baumfarne und die Verästelung der Pteropsida im allgemeinen. Mit Tab. V—XXI 94

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M. M.

M. W. Beyerinck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt,
Hugo de Vries, Th. Weevers et
F. A. F. C. Went.

Volume XI. Livraison 3.

Nachdruck und Uebersetzung verboten.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden,
overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

M. de Waal. — 1914. — Groningue.

RECUEIL

DES

TRAVAUX BOTANIQUES NÉERLANDAIS.

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M. M.

M. W. Beyerinck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt,
Hugo de Vries, Th. Weevers et
F. A. F. C. Went.

Volume XI. Livraison 3.

Nachdruck und Uebersetzung verboten.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden,
overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

M. de Waal. — 1914. — Groningue.

Der Einfluss der Temperatur auf den Phototropismus

von

MARIE S. DE VRIES.

EINLEITUNG.

§ 1. Der Einfluss der Temperatur auf physiologische Prozesse.

In der älteren botanischen Literatur findet man mehrere Untersuchungen über den Einfluss der Temperatur auf physiologische Prozesse. Bekanntlich wurden stets drei Hauptpunkte des Einflusses der Temperatur gefunden: das Minimum, das Optimum und das Maximum.

In 1905 erschien eine Arbeit von Blackman [1]): „Optima and limiting factors", in welcher nachgewiesen wurde, das Optimum sei nicht als absoluter Wert zu betrachten.

Blackman ist der Meinung, dass physiologische Prozesse mit chemischen Prozessen verknüpft seien [2]). Indem bei chemischen Prozessen die Reaktionsgeschwindigkeit bei jeder Temperatursteigung von 10° gewöhnlich zwei

[1]) F. F. Blackman 1905.

[2]) Für eine ausführliche Auseinandersetzung der Meinung Blackman's sei hingewiesen auf die genannte Abhandlung und auf die Einleitungen der Arbeiten Kuyper's und Rutgers'.

bis drei Mal zunimmt, soll, wenn ein physiologischer Prozess mit einem chemischen vergleichbar ist, diese Regel auch da zutreffen. Das stimmt, aber bei den von Blackman besprochenen Lebenserscheinungen nur für Temperaturen von 0° bis etwa 25° C. Dass diese Regel von van 't Hoff oberhalb 25° C. nicht mehr zutrifft, wird nach Blackman von dem Zeitfaktor verursacht. Wenn man bei hohen Temperaturen die Reaktionsgeschwindigkeit nach einer unendlich kleinen Zeit bestimmen könnte, würde die Regel von van 't Hoff seiner Meinung nach auch für hohe Temperaturen gültig sein.

Durch Extrapolation aus einer Reihe von Zahlen, welche aufeinander folgenden Zeiten der Beobachtung entsprechen, kommt Blackman zu der Reaktionsgeschwindigkeit für eine unendlich kurze Zeit der Beobachtung. Wenn er diese, durch Extrapolation berechneten Zahlen vergleicht mit den durch Berücksichtigung der Temperatur-Koëffizienten gefundenen, so stimmen sie.

Aus den Arbeiten von Kuyper[1]) und Rutgers[2]) hat sich ergeben, dass die Theorie von Blackman für die Atmung der höheren Pflanzen und für die Präsentationszeit beim Geotropismus im grossen Ganzen zutrifft.

Der Zweck meiner Arbeit war, im Anschluss an die Untersuchungen von Rutgers, zu entscheiden, ob die Theorie von Blackman auch für den Phototropismus gilt, und ob der Phototropismus genau so, oder in anderer Weise, von der Temperatur beeinflusst wird, wie der Geotropismus.

Im Laufe der Untersuchungen haben sich aber die Ansichten über die Theorie von Blackman etwas geändert.

Cohen Stuart[3]) hat in einer theoretischen Abhand-

---

[1]) J. Kuyper; 1910.
[2]) A. A. L. Rutgers; 1912.
[3]) C. P. Cohen Stuart; 1912.

lung gezeigt, dass man die Zahlen für eine unendlich kurze Zeit der Beobachtung nicht durch Extrapolation bekommen könne. Blackman nahm an, die Temperatur-Koëffizienten seien konstant, und er konnte in dieser Weise nach einer berechneten Kurve extrapolieren. Diese Temperatur-Koëffizienten sind aber nicht konstant und nehmen bei höheren Temperaturen ab, was auch bei rein chemischen Reaktionen der Fall ist. Indem man also nicht weiss, nach welcher Kurve man extrapolieren soll, kann man die theoretische Kurve für eine unendlich kurze Zeit der Beobachtung nicht konstruieren [1]).

Die Theorie von Blackman ist also augenblicklich nicht zu beweisen, wohl aber wahrscheinlich zu machen, was für den Phototropismus, wie wir sehen werden, sehr gut möglich ist.

Dem Ergebnis der Arbeiten von Kuyper und Rutgers, wonach die Theorie von Blackman für die untersuchten Prozesse zutrifft, steht das Resultat einer Arbeit von Fräulein van Amstel [2]) über den Einfluss der Temperatur auf physiologische Prozesse der Alkoholhefe gegenüber. Ihrer Meinung nach ist das Temperaturoptimum nicht sekundär, sondern primär. Wenn man bei verschiedenen Temperaturen die Anfangsgeschwindigkeit der Reaktion von einigen Lebensprozessen der Alkoholhefe nach einer unendlich kurzen Zeit des Vorwärmens bestimmen könnte,

---

[1]) Die ausführliche Auseinandersetzung wolle man in der Arbeit Cohen Stuart's nachlesen. Ich möchte hier nur zwei Sätze zitieren:

S. 1172: „Blackman's theory, which is thus deprived of its „chemical curve" and its extrapolation method, is at present not susceptible of proof."

S. 1171: „ . . . . only the validity of Blackman's theory cannot at present be proved. If the true curve were known . . . ., then, and then only, something might be attained by extrapolating. Meanwhile one can only adduce grounds of probability."

[2]) J. E. van Amstel, 1912.

würde man eine Optimumkurve bekommen. Ich werde später, bei der Besprechung der Resultate hierauf zurückkommen.

Literatur über den Einfluss der Temperatur auf den Phototropismus. In der Literatur ist wenig über den Einfluss der Temperatur auf den Phototropismus zu finden. Nur in einem Abschnitt einer Arbeit Fitting's[1]) findet man Versuche über das Aufhören der phototropischen Reizleitung bei Keimlingen von Avena sativa bei 39° bis 41° C. Fitting fasst die Resultate folgender Weise zusammen: „Die Versuche lehren, dass die phototropische Reizleitung durchschnittlich völlig gehemmt wird bei einer Temperatur von etwa 39° bis 41°, dass sie aber schon geschwächt wird von etwa 37° an, während die Tötungstemperatur für die Koleoptile etwa von 43° angegeben sein dürfte."

Im Laufe der Untersuchungen erschien eine Arbeit von Torsten Nybergh:[2]) „Studien über die Einwirkung der Temperatur auf die tropistische Reizbarkeit etiolierter Avena-Keimlinge." Nybergh ist der Meinung, die phototropische Präsentationszeit werde nicht messbar von der Temperatur beeinflusst. Ich werde später noch hierauf zurückkommen.

[1]) H. Fitting; 1907. Abschnitt: Einfluss einiger Aussenbedingungen auf die phototropische Reizleitung bei Avena.

[2]) Torsten Nybergh; 1912.

ERSTES KAPITEL.

Material. Apparat. Aufstellung. Beschreibung der Versuche.

§ 2. Material.

Als Versuchsobject wurden etiolierte Keimlinge von *Avena sativa* gewählt. Die von den Spelzen befreiten Haferkörner kamen während zweier Tage auf feuchtem Filtrirpapier zum Keimen. Das Filtrirpapier lag auf einer Glasplatte zwischen zwei erdenen Schüsseln; in der unteren Schüssel befand sich Wasser; indem Streifen des Papiers hierin hingen, blieb es fortwährend feucht. Nach zwei Tagen war die Keimung soweit gediehen, dass die Körner in Zinkgefässe von 20 · 3 · 3 cm. gepflanzt werden konnten. Aus später anzugebenen Gründen pflanzte ich in jedes Gefäss zwei Reihen von Keimlingen. Die Zinkgefässe wurden in mit schwarzem Tuche bekleidete und abgedeckte Holzkästen gestellt; in zwei Tagen waren die Keimlinge zum Gebrauch fertig; die Länge der Koleoptilen war dann etwa 2,5 cm. Keimlinge, die nicht ganz aufrecht standen oder zu kurz waren, wurden entfernt und die Zahl der Pflanzen in jedem Gefäss wurde, der Bequemlichkeit wegen, auf 20 zurückgebracht.

Das von Blaauw [1]), Rutgers [2]) und Noack [3])

[1]) A. H. Blaauw; 1909.
[2]) A. A. L. Rutgers; 1912.
[3]) K. Noack; 1914.

erwähnte Auswachsen der Hypocotylen war bisweilen beschwerlich. Zur Verhütung dieser Erscheinung war es am Besten die Kästen, in welchen die Gefässe mit Keimlingen standen, oft zu lüften.

Die Pflänzchen wurden im Winter im Gewächshaus gezogen; während der Sommermonate, wenn es im Glashaus zu heiss war, dagegen im Dunkelzimmer des botanischen Instituts. Die Temperatur im Gewächshaus war nicht konstant (ungefähr 20° C.), schwankte um einige Grade. Später absichtlich darüber angestellte Versuche zeigten, dass die Temperatur, bei der die Pflanzen gezogen wurden, so lange diese schwankte zwischen 15° und 25° C., das Resultat der Versuche nicht beeinflusste [1]).

Ursprünglich wurde nur gearbeitet mit einem, auch von früheren Forschern benutzten, *Hafer der Handels*, da ich damals nicht über eine genügende Menge Hafers einer reinen Linie verfügen konnte. Auch Rutgers bemerkte, es wäre vielleicht besser, Hafer einer reinen Linie zu gebrauchen [2]).

Alle in Kapitel II beschriebene Versuche über den Einfluss der Temperatur auf die Perzeption sind mit diesem Hafer gemacht. Später, nach dem Erscheinen der Arbeit Nybergh's habe ich mehrere dieser Versuche noch einmal angestellt mit „*Svalöf's Segerhavre*", demselben Hafer, den Nybergh benutzte. Vergleichende Untersuchungen mit *Segerhafer* und dem *Handelshafer* zeigten, dass die phototropische Empfindlichkeit des Segerhafers der des Handelshafers gleich ist [3]).

Ebenso zeigten vergleichende Untersuchungen mit *Segerhafer* und „*Svalöf's Goldregnshavre*", einer anderen reinen Linie, worüber ich später verfügen konnte, dass die

---

[1]) Siehe hierüber § 9.

[2]) Rutgers; 1912; S. 22.

[3]) M. S. de Vries; 1913.

phototropische Empfindlichkeit dieser beiden reinen Linien dieselbe ist.

Die in Kapitel III beschriebenen Versuche über den Einfluss der Temperatur auf die Reaktionszeit sind alle mit *Goldregnshafer* angestellt.

§ 3. Apparat und Dunkelzimmer.

Alle Versuche wurden im Dunkelzimmer des botanischen Instituts der Universität Utrecht gemacht. Zwischen den Versuchen wurde das Zimmer so oft wie möglich mittels eines electrischen Ventilators bei offenen Türen gelüftet [1]). Die Temperatur des Dunkelzimmers war stets ungefähr 20° C.; im Winter konnte das Zimmer durch einen kleinen Radiator der Zentralheizung erwärmt werden; auch im Sommer blieb die Temperatur ziemlich konstant, da das Zimmer mitten im Institut gelegen ist.

Die Versuchsobjekte, Koleoptilen von *Avena sativa*, wurden in den, auch von Rutgers gebrauchten, Thermostat auf Temperatur gebracht. Eine ausführliche Beschreibung des Apparates ist von Rutgers gegeben [2]); eine kurze Beschreibung wird hier also genügen.

Der Thermostat besteht aus zwei rotkupfernen viereckigen Kästen; der innere Kasten (50 · 30 · 30 cm.) steht frei in dem äusseren (60 · 40 · 40 cm.) und ist ganz von Wasser umgeben. Auf einer „Brücke" im inneren Kasten stehen die Gefässe mit Versuchsobjekten; ein Deckel in der oberen Wand dient zum Öffnen. Der innere Kasten kann nur geöffnet werden, wenn das Wasser so weit gesunken ist, dass der Deckel frei liegt. Das Wasser wird von einer Röhre in einen hölzernen Kasten geführt, welcher um Wärmeverlust zu verhindern als Heukiste eingerichtet ist, und mit Hilfe zweier Rollen an der Zim-

---

[1]) O. Richter; 1906.

[2]) Rutgers; 1912; S. 25 bis 30. Abbildung am Ende der Arbeit.

merdecke auf und ab bewogen werden kann. Indem man den Kasten auf und ab bewegt, kann man das Wasser im Thermostat zu- und abfliessen lassen.

Die vorderen Wände der beiden Kästen bestehen aus Glas, damit das Licht in den inneren Kasten einfallen könne. Der Thermostat wird von vier electrischen Lampen erwärmt; von zwei, von einem Electromotor getriebenen Rührapparaten wird das Wasser in Bewegung gebracht. Auch die Regulirung der Temperatur geschieht electrisch, mittels eines Thermoregulators, welcher in einer Stromkette steht mit einem Accumulator und einem Relais, dass, so bald die Temperatur genügend gestiegen ist, den Strom der Erwärmungslampen unterbricht. Die Temperatur bleibt im Apparat auf 0,1° C. konstant, was in Bezug auf die grosse Wassermasse (ungefähr 45 L.) sehr genügend ist.

Die Aufstellung des ganzen Apparates war übrigens genau so, wie bei Rutgers' Versuchen; nur war vor dem Accumulator eine electrische Lampe eingekettet, welche das wiederholte Entladen des Accumulators verhinderte.

Mit Hilfe einer Wasserstrahlluftpumpe konnte während der Versuche reine Luft sofort vom Dach des Laboratoriums durch den Apparat geführt werden.

Temperaturen unterhalb 20° C. bekam ich folgender Weise. Eine Temperatur von 15° C. war im Sommer leicht zu bekommen, wenn das Wasser der Leitung diese Temperatur hatte. Ich brauchte nur den Thermostat mit Wasser der Leitung zu füllen und während des Versuches strömendes Wasser durch den Apparat zu führen. War die Temperatur des Wassers der Leitung nicht 15°, so wurde zum Wasser des Thermostates kleine Stücke Eis gefügt und in dieser Weise die Temperatur auf 15° konstant behalten.

In derselben Weise, mit grösseren Stücken Eis, bekam ich die Temperaturen 10° und 5° C.

Sollte der Apparat auf 0° C. gebracht werden, so wurde der Thermostat soviel wie möglich mit Eis gefüllt; indem ich bisweilen Eis zufügte, blieb die Temperatur 6 Stunden auf 0° C. konstant. Weiter machte ich bei 0° C. Versuche in schmelzendem Schnee. Ein holzerner Kasten wurde zu diesem Zweck zum grössten Teil mit Schnee gefüllt; in den Schnee stellte ich ein gläsernes Gefäss mit Deckel; in das Gefäss wurden die Pflanzen gebracht. Der Kasten wurde mit schwarzem Tuche bedeckt und draussen in den Schee gestellt, oder ins Dunkelzimmer; das Resultat war dasselbe. Die Schwierigkeit dieser Methode, die Pflanzen in einem Kasten mit Schnee abzukühlen, war, dass die Pflanzen, um belichtet zu werden, aus dem Kasten heraus genommen und im Thermostat bei 20° C. gereizt wurden. Dass von diesem Verfahren die Perzeption aber nicht merkbar beeinflusst war, zeigte die gefundene Lichtenergiemenge, welche mit Ausnahme eines Falls, wo ich 170 M. K. S. fand, stets 160 M. K. S. war, also die gleiche Zahl, welche nach Abkühlung im Thermostat mittels Eis (bis 0° C.) gefunden wurde.

Um den Einfluss einer Temperatur unterhalb 0° C. zu beobachten, wurden Versuche bei —2° C, angestellt. Ich setzte die Pflanzen in ein gläsernes Gefäss (mit Deckel), welches in einem zweiten Gefäss stand, das eine Mischung von 20 Teilen Soda auf 100 Teilen Schnee enthielt, welche Mischung genau eine Temperatur von —2° C. hat. Auch hier mussten die Pflanzen nachher im Thermostat belichtet werden.

§ 4. Die Lichtquelle.

Als Lichtquelle diente Gasglühlicht mit hängendem Glühkörper; die Lampe stand ausserhalb des Dunkelzimmers. An eine Öffnung in der Wand des Dunkelzimmers war ein Diaphragma mit einer Platte matt geschliffenen Glases geschraubt; vor dem Diaphragma

stand die Lampe. Innerhalb des Zimmers stand in einiger Entfernung des Diaphragma's der Thermostat; das Licht fiel also bei geöffnetem Diaphragma durch die Glasplatte ins Zimmer, sodann durch die beiden vorderen Glaswände und das Wasser des Thermostates in den inneren Kasten und erreichte so die Pflanzen. Um Reflektion des Lichtes zu verhindern waren die übrigen Wände des inneren Kastens ganz mit schwarzem Papier bedeckt.

Vorversuche lehrten, dass die beiden Glaswände des Thermostates und die Wasserschicht dazwischen $\frac{1}{6}$ des einfallenden Lichtes absorbierten.

Nach mehreren misslungenen Versuchen, den Lichtverfall zu messen, gelang es mir in folgender Weise. Der Thermostat wurde im Dunkelzimmer gleich hinter das Diaphragma aufgestellt, so, dass die vordere Glaswand an dem Diaphragma grenzte. Der Thermostat wurde jetzt beinahe, bis fast an dem oberen Rand des inneren Kastens, mit Wasser gefüllt, und in den inneren Kasten gleich hinter die Glaswand wurde eine electrische Lampe aufgestellt. Ausserhalb des Zimmers stand das Photometer [1]): die Lichtstärke wurde jetzt bestimmt. Dann wurde der Thermostat nach hinten gerückt; die electrische Lampe wurde genau an derselben Stelle, wo sie zuvor im Thermostat gestanden hatte, frei aufgestellt und jetzt in derselben Weise die Lichtstärke bestimmt. Mehrere Bestimmungen mit electrischem Licht und Gasglühlicht zeigten, dass die Lichtstärken in beiden Fällen sich wie 5 zu 6 verhielten, dass also $\frac{1}{6}$ des Lichtes von den Glaswänden und der Wasserschicht absorbiert wurde.

Die Gasglühlichtlampe wurde jetzt ausserhalb des Zimmers vor das Diaphragma gestellt und die Lichtstärke

[1]) Ich möchte an dieser Stelle Herrn Prof. H. Snellen, der so freundlich war, ein Photometer von Weber zu meiner Verfügung zu stellen, meinen Dank bringen.

bestimmt. Ich wählte eine bestimmte Öffnungsgrösse des Diaphragma's und mass die Belichtungsstärke innerhalb des Zimmers an derselben Stelle, wo später, im Thermostat, sich die Pflanzen befinden würden. Um die Lichtstärke im Thermostat zu erhalten, wurde die gefundene Zahl mit $\frac{5}{6}$ multipliziert.

Der Quotient des direkten Lampenlichtes und des von der Glasplatte ausgestrahlten Lichtes wurde bestimmt und nachher konnten Änderungen der Belichtungsstärke innerhalb des Thermostates berechnet werden aus Bestimmungen des direkten Lampenlichtes. Das Photometer stand stets ausserhalb des Zimmers auf die Lampe gerichtet.

Im Laufe der Untersuchungen wurde noch einige Male die Lichtstärke im Zimmer kontrolliert.

§ 5. Die Aufstellung der Versuchsobjekte.

Auf der „Brücke" im Thermostat konnten 5 Zinkgefässe mit Pflanzen stehen; mindestens 5 Gefässe konnten also zugleich auf Temperatur gebracht werden. Übrigens stellte ich oft noch einige Gefässe auf den Boden des inneren Kastens. Meistens wurden 1 bis 3 Gefässe zugleich belichtet; die anderen im Apparat stehenden Gefässe waren dann bedeckt mit schwarzen Käppchen, welche, nachdem die schon belichteten Gefässe aus den Apparat genommen waren, der Reihe nach fortgenommen wurden.

Um den, von dem Lichtverfall im Apparat verursachten Fehler bis zur Hälfte zu reduzieren, wurden stets zwei Reihen von Keimlingen in ein Gefäss gepflanzt.

Die Aufstellung der Pflanzen geschah stets bei dem roten Licht einer Photographierlampe, welche keine phototropischen Krümmungen induzierte.

§ 6. Beschreibung der Versuche.

Bestimmung der Lichtenergiemenge, welche eine Krümmung bestimmter Grösse der Koleoptilen veranlässt.

Um die phototropische Empfindlichkeit bei verschiedenen Temperaturen zu vergleichen, arbeitete ich mit einer konstanten Krümmung der Koleoptilen.

Eine makroskopisch gut sichtbare Krümmung der Spitze einer Koleoptile wird nach Blaauw[1]) von etwa 20 M. K. S.[2]) verursacht.

Wie Untersuchungen von Arisz[3]) gelehrt haben, gehört zu jeder Lichtenergiemenge eine maximale Krümmung bestimmter Grösse und eine bestimmte Krümmungszeit.

Es war also für meine Versuche nötig, eine bestimmte Krümmung der Koleoptile als Mass zu wählen. Nach einigen Vorversuchen wählte ich eine Krümmung von 1,5 mm., d. h. bei einer gekrümmten Koleoptile war die Entfernung der Vertikale, in der Mitte über die Koleoptile gezogen, bis zur Spitze 1,5 mm. Diese Krümmung wird bei 20° C. von 20 M. K. S. verursacht. Indem das Produkt aus Zeit und Intensität, welche einer Krümmung bestimmter Grösse entsprechen, stets dieselbe Grösse hat, ist es gleichgültig, wie gross man die Lichtstärke nimmt.

Die Krümmung von 1,5 mm. war bei 20° C. nach 1½ Stunde zu sehen; früher schon ist Krümmung der Spitze zu beobachten, aber das Maximum, 1,5 mm., wird erst nach 1½ Stunde erreicht.

Die Bestimmung der Lichtenergiemenge, welche eine Krümmung von 1,5 mm. verursacht, geschah in folgender Weise: einige Zinkgefässe mit Keimlingen wurden im Thermostat bei der zu untersuchenden Temperatur nach einer bestimmten Zeit des Vorwärmens kürzer oder länger belichtet und nach der Reizung bei 20° C. gebracht. Nach 1½ Stunde wurde untersucht, wieviele Pflanzen

[1]) A. H. Blaauw; 1909.

[2]) Meter-Kerzen-Sekunden.

[3]) W. H. Arisz; 1911.

in einem Gefäss sich 1,5 mm. gekrümmt hatten [1]). Jedes Gefäss enthielt 20 Pflanzen. Wenn 10 Pflanzen eines Gefässes, also 50 Prozent, sich 1,5 mm. gekrümmt hatten, wurde die dazu gehörende Belichtungszeit als Präsentationszeit der Krümmung angenommen. Das Produkt aus Präsentationszeit und Lichtstärke gab die gesuchte Lichtenergiemenge [2]).

Bei Reizung über die Präsentationszeit hinaus zeigten mehr als 50 Prozent der Pflanzen eine Krümmung von 1,5 mm., welche Krümmung, wenigstens bei den vorderen Pflanzen in einem Gefäss noch etwas weiter gehen konnte. Bei Reizung unter der Präsentationszeit hatten sich weniger als 50 Prozent der Pflanzen 1,5 mm. gekrümmt.

Jede Bestimmung der Präsentationszeit ist der durchschnittliche Wert von einigen, meistens 4 oder 5, Bestimmungen. Die gefundenen Zahlen sind am Ende dieser Arbeit in Tabellen zusammengestellt.

Wie gesagt, wurden die Pflanzen gleich nach der Reizung aus dem Thermostat genommen und in den mit schwarzem Tuche bekleideten Kasten gestellt. Die Temperatur des Dunkelzimmers war stets 20° C.; die Reaktion ging also stets bei 20° C. vor [3]).

Die Krümmung der Koleoptilen wurde stets bei dem roten Lichte einer Sachs'schen Glocke mit Saffraninlösung beobachtet.

---

[1]) Wenn die Krümmung sich nach 1½ Stunde noch nicht zeigte, wurde so lange beobachtet, bis die Krümmung von 1,5 mm. erreicht war.

[2]) Mit Präsentationszeit wird hier nur gemeint die Reizungsdauer, welche bei 50 Prozent der Pflanzen eines Gefässes die Krümmung von 1,5 mm. veranlasst.

[3]) Nur zu den in Kap. III beschriebenen Versuchen (über den Einfluss der Temperatur auf die Reaktionszeit) fand die Reaktion bei derselben Temperatur wie die Perzeption statt.

Ich machte drei Reihen von Versuchen:

1°. über den Einfluss der Temperatur auf die Perzeption (Kap. II; erster Teil);

2°. über den Einfluss eines vorangehenden Aufenthalts bei hoher Temperatur auf die Perzeption bei 20° (Kap. II; zweiter Teil);

3°. über den Einfluss der Temperatur auf die Reaktionszeit (Kap. III).

§ 7. Dauer des Vorwärmens.

Das Minimum der Zeit des Vorwärmens war eine Stunde; eine kürzere Zeit erwies sich als nicht genügend [1]). Rutgers [2]) sagt darüber: „One hour's preliminary warming was taken as a minimum, as on account of the construction of the thermostat, the vessel with mould only acquired a constant temperature after that time. At the same time it was verified by several thermo-electrical determinations, that this time of preliminary warming was necessary and sufficient,"

Nachdem die zu einer Stunde langem Vorwärmen gehörende Energiemenge gefunden war, wurden Beobachtungen nach 2 Stunden, 4 Stunden, 6 Stunden und 18 Stunden langem Vorwärmen gemacht, um zu sehen, ob die Perzeption von der Dauer des Vorwärmens beeinflusst würde.

Ich untersuchte den Einfluss der Temperatur auf den Phototropismus zwischen 0° und 40° C.; oberhalb 40° C. wurden keine Versuche gemacht, war doch die Energiemenge nach einer Stunde langem Vorwärmen bei 40° fast nicht mehr zu bestimmen.

---

[1]) Mit Ausnahme der Temperaturen von 20°, 38° und 39° war die Zeit der Vorwärmens niemals kürzer als eine Stunde; bei 38° und 39° hatte die Erde im Gefäss nach $\frac{3}{4}$ Stunde eben diese Temperatur erreicht. (Siehe Kap. II § 13).

[2]) Rutgers; 1912. S. 16.

Von 0° bis 25° wurden die verschiedenen Temperaturen untersucht, mit 5° steigend; oberhalb 25° C. war es nötig, mehrere Beobachtungen zu machen.

§ 8. Fehlerquellen.

Die grösste Fehlerquelle war wohl der Lichtverfall im Thermostat. Wie früher schon bemerkt wurde, pflanzte ich, um diesen Fehler bis zur Hälfte zu reduzieren, in jedem Gefäss die Pflanzen in zwei Reihen. Weiter wurde die Präsentationszeit stets bestimmt aus den durchschnittlichen Wert mehrerer Versuche. Der grösste Fehler war, bei dieser Weise von Arbeiten, 5 Prozent nach beiden Seiten, wie unterstehendes Beispiel, ein Teil der Tabelle der Versuche bei 30° C. nach einem vier Stunden langen Vorwärmen, zeigt.

Datum.	Belichtungszeit.	Anzahl der benutzten Pflanzen.	Anzahl der gekrümmten Pflanzen.	Proz. der gekr. Pflanzen.
17 I '12	4″	20	10	
19 I '12	4″	20	10	
19 I '12	4″	20	9	50
21 I '12	4″	20	10	
21 I '12	4″	20	11	

Von Rutgers wurde die individuelle Variabilität als wichtige Fehlerquelle genannt [1]). Diese Variabilität hat mir aber wenig Mühe gemacht, vielleicht weil mit Koleoptilen vollkommen gleicher Grösse gearbeitet wurde.

Um von starken Nutationen verursachte Fehler zu vermeiden, folgte ich dem Beispiel Rutgers', die Pflanzen senkrecht auf die Richtung der stärksten Nutation, oder, was auf Eins heraus kommt, senkrecht auf die Längeachse

[1]) Rutgers; 1912 S. 32.

der Körner zu reizen[1]. Die Haferkörner waren dazu in den Gefässen parallel zu einander gepflanzt.

Unreinheit der Luft des Dunkelzimmers[2]) wurde soviel wie möglich vermieden, indem das Zimmer zwischen den Versuchen gelüftet wurde. Wie schon gesagt, wurde während der Versuche reine Luft durch den Apparat geführt. Übrigens wurde im Zimmer nur electrisches Licht benutzt.

§ 9. Einfluss der Temperatur, bei welcher die Pflänzchen gezogen wurden, auf die Perzeption.

Um zu untersuchen, ob Kultur der Pflanzen bei einer konstanten Temperatur Einfluss auf die Perzeption hatte, stellte ich absichtlich darüber einige Versuche an.

Mit Hilfe eines Thermostates gelang es leicht, die Pflanzen bei konstanter Temperatur zu ziehen. Der Grund, wesshalb ich die Pflanzen sonst im Gewächshaus zog und nicht im Thermostat bei konstanter Temperatur, war, dass der Thermostat keine genügende Menge des Materials enthalten konnte.

Ich legte die, von den Spelzen befreiten, Haferkörner in kleine gläserne Gefässe auf feuchtes Filtrirpapier und stellte diese Gefässe in den Thermostat. Die Keimung der Haferkörner ging also ganz bei konstanter Temperatur vor. Nachdem die Keimlinge sich genügend entwickelt hatten, wurden sie in die Zinkgefässe gepflanzt und diese sogleich in den Thermostat gebracht. Zu gleicher Zeit konnten sechs bis acht Zinkgefässe und zwei gläserne Gefässe mit keimenden Haferkörnern im Thermostat stehen. Hatten die Keimlinge die gewünschte Länge erreicht, dann

[1]) Rutgers; 1912 S 36.
[2]) O. Richter; 1906,

wurden sie nach einer bestimmten Zeit des Vorwärmens bei der zu untersuchenden Temperatur gereizt und die Präsentationszeit bestimmt.

Es zeigte sich, dass Kultur bei 15°, 20° und 25° C. keinen Einfluss hatte auf die Präsentationszeit bei verschiedenen Temperaturen, was aus der unterstehenden Tabelle hervorgeht. Der einzige Unterschied war, dass die Keimlinge bei 15° viel langsamer wuchsen als bei 20° und 25°; auch waren die Koleoptilen etwas dicker. Zuletzt habe ich versucht, die Pflänzchen bei 30° zu ziehen, allein die Keimlinge wurden so lang und dünn, dass sie nicht zu den Versuchen zu gebrauchen waren. Auch schon bei 25° waren die Keimlinge nicht so schön gewachsen wie bei 15° und 20°.

Tabelle.

Temperatur, bei welcher gezogen wurde.	Dauer des Vorwärmens.	Präsentationszeit.	Belichtungsstärke.	Lichtenergiemenge.
15° C.	1 Stunde bei 15°	98″	0,25 M.K.	24,5 M.K.S.
	1 „ „ 20°	80″	0,25 M.K.	20 M.K.S.
	1 „ „ 25°	40″	0,25 M.K.	10 M.K.S.
	1 „ „ 30°	32″	0,25 M.K.	8 M.K.S.
20° C.	1 Stunde bei 15°	98″	0,25 M.K.	24,5 M.K.S.
	1 „ „ 20°	80″	0,25 M.K.	20 M.K.S.
	1 „ „ 25°	38″	0,25 M.K.	9,5 M.K.S.
	1 „ „ 30°	32″	0,25 M.K.	8 M.K.S.
25° C.	1 Stunde bei 15°	98″	0,25 M.K.	24,5 M.K.S.
	1 „ „ 20°	80″	0,25 M.K.	20 M.K.S.
	1 „ „ 25°	38″	0;25 M.K.	9,5 M.K.S.
	1 „ „ 30°	32″	0,25 M.K.	8 M.K.S.

Aus der Tafel geht hervor, dass es gleichgültig ist, ob

die Keimlinge bei 15°, 20° und 25° gezogen wurden; ich fand stets dieselbe Energiemenge nach einer Stunde langem Vorwärmen bei 15°, 20°, 25° und 30°. Die Kultur der Pflanzen im Gewächshaus bei zwischen 15° und 25° schwankender Temperatur hat also keinen Einfluss auf die Perzeption nach einer Stunde langem Vorwärmen.

ZWEITES KAPITEL.

Der Einfluss der Temperatur auf die Perzeption.

Erster Teil.

§ 10. Die Energiemengen, welche bei verschiedenen Temperaturen eine Krümmung von 1.5 mm. induzieren.

Die Methodik ist schon im vorigen Kapitel beschrieben; ich brauche hier also nur die Resultate der Versuche bei verschiedenen Temperaturen zu geben.

Bei jeder zu untersuchenden Temperatur reizte ich die Pflanzen zuerst mit einer beliebigen Lichtenergiemenge; aus der Stärke der Krümmung der Koleoptilen wurde gefolgert, ob es nötig sei kürzer oder länger zu reizen. Dann wurden mehrere Gefässe während verschiedener Anzahlen von Sekunden belichtet, bis die Zahl der 1.5 mm. gekrümmten zeigte, dass die Reizungsdauer sich der Präsentationszeit näherte. Die Präsentationszeit wurde nunmehr bestimmt als mittlerer Wert einiger Versuche.

War die zu einer Stunde langem Vorwärmen gehörende Lichtenergiemenge gefunden, dann wurde nach zwei Stunden Aufenthalt bei derselben Temperatur gereizt und beobachtet, ob dieselbe Energiemenge zur Auslösung einer Krümmung von 1.5 mm. genügte. War dies der Fall, so machte ich noch einige Beobachtungen nach mehr als zwei Stunden langem Vorwärmen, um fest zu stellen, ob die Lichtmenge stets konstant blieb. War dies nicht der

Fall, dann wurde zuerst nach zwei Stunden langem Vorwärmen und dann nach längerem Aufenthalt bei der zu untersuchenden Temperatur die Präsentationszeit bestimmt. Womöglich wurde dies so weit fortgesetzt, bis die Energiemenge schliesslich konstant blieb.

Als Beispiel eines Versuchs mag die Bestimmung der Präsentationszeit nach zwei Stunden langem Vorwärmen bei 32.5° C. dienen.

Nach zwei Stunden langem Vorwärmen.
32.5° C.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der benutzten Pflanzen.	Zahl der gekrümmten Pflanzen.	Prozent der gekr. Pfl.
18 III '12	7″	20	5	25
18 III '12	9″	20	6	30
18 III '12	12″	20	8	40
19 III '12	12″	20	8	
19 III '12	13″	20	9	45
19 III '12	13″	20	9	
18 III '12	15″	20	10	50
19 III '12	15″	20	10	
19 III '12	15″	20	10	
19 III '12	15″	20	10	
19 III '12	17″	20	11	55
19 III '12	17″	20	11	
19 III '12	30″	20	17	85

Präsentationszeit: 15″. Lichtstärke: 0.8 M. K. Lichtenergie: 1 2 M. K. S.

Nach einigen, zur Orientierung dienenden, Versuchen wurden die Beobachtungen bei Temperaturen, um 5° steigend, gemacht. Zwischen 0° und 25° C. genügte das, oberhalb 25° waren mehrere Beobachtungen erwünscht.

Ursprünglich war 40° die höchste Temperatur, bei welcher gearbeitet wurde. Schon nach einer Stunde langem Vorwärmen bei 40° war die Präsentationszeit fast nicht mehr zu bestimmen, was wohl von der schon von Fitting [1]) beobachteten Hemmung der Reizleitung bei dieser Temperatur verursacht sein dürfte. Nach längerem Aufenthalt bei 40° zeigten sich gar keine Krümmungen mehr. Bei 43° starben die Pflanzen [2]).

Zwischen 0° und 25° C. hatte die Dauer des Vorwärmens keinen Einfluss auf die Perzeption; die gefundene Lichtmenge blieb bei diesen Temperaturen konstant.

Bei — 2° C. war die Energiemenge, welche eine Krümmung von 1,5 mm. veranlasste, 200 M. K. S.; bei 0° C. 160 M. K. S. Nach dem Aufenthalt bei — 2° C. und 0° C. war die Reaktionszeit (bei 20° C.) nicht $1\frac{1}{2}$ Stunde, sondern 2 Stunden, was wohl einer Nachwirkung der niedrigen Temperaturen zuzuschreiben ist.

Bei 5° C. war die gefundene Lichtmenge stets 70,5 M. K. S.; bei 10° C. 52,5 M. K. S.; bei 15° C. 24,5 M. K. S.; bei 20° C. 20 M. K. S.; bei 25° C. 9,5 M. K. S.

Bis 25° C. ist die Energiemenge also geringer, je höher die Temperatur.

Oberhalb 25° C. blieb die Energiemenge bei längerem Vorwärmen nicht mehr konstant.

Bei 27,5° und 30° C. zeigte sich ein günstiger

[1]) H. Fitting; 1907.

[2]) Das oben gesagte bezieht sich auf den benutzten *Handelshafer*. Später zeigte es sich, dass der *Segerhafer* eine Temperatur von 43° ertragen konnte und erst bei 47° starb. Allein, auch dieser Hafer reagierte nach mehreren Stunden langem Vorwärmen nicht mehr.

Einfluss längeres Vorwärmens auf die Perzeption, d. h. nach mehrstündigem Aufenthalt bei diesen Temperaturen war die Lichtenergiemenge, welche eine Krümmung von 1,5 mm. veranlasste, geringer als nach einer Stunde langem Vorwärmen. Dieser günstige Einfluss war im Anfang am Grössten, nahm später ab, bis schliesslich, nach 12 Stunden des Vorwärmens die Lichtenergiemenge konstant blieb.

Nach längerem Aufenthalt bei 32,5° C. zeigte sich zum ersten Male ein ungünstiger Einfluss auf die Perzeption; d. h. die Krümmung von 1,5 mm. wurde nach längerem Vorwärmen von einer grösseren Lichtenergiemenge veranlasst als nach kürzerem. Auch dieser ungünstige Einfluss war im Anfang am Grössten, nahm später ab, bis schiesslich die Lichtenergiemenge konstant blieb.

Bei Temperaturen oberhalb 32,5° C. zeigte sich stets dieser ungünstige Einfluss, um so stärker, je höher die Temperatur.

Werden die zu den Versuchen bei 25° bis 35° C. gefundenen Lichtenergiemengen in ein Koördinatensystem eingetragen und als Abszissen die Zeiten des Vorwärmens, als Ordinaten die Lichtenergiemengen genommen, so bekommt man die Figur 1.

Es zeigt sich, dass bei 25° C. die Lichtenergiemenge konstant ist; bei 27,5° und 30° C. hat längeres Vorwärmen einen günstigen Einfluss auf die Perzeption, welcher günstige Einfluss im Anfang am Grössten ist, später abnimmt, bis schliesslich die Kurve horizontal läuft.

Bei 31° C. bleibt die Lichtenergiemenge wieder konstant; es liegt hier also ein Wendepunkt zwischen den günstigen und den ungünstigen Einfluss längeres Vorwärmens.

Bei 32,5° und 35° C. findet man einen ungünstigen

Einfluss nach längerem Vorwärmen; der ungünstige Einfluss ist im Anfang am Grössten, nimmt dann ab, bis

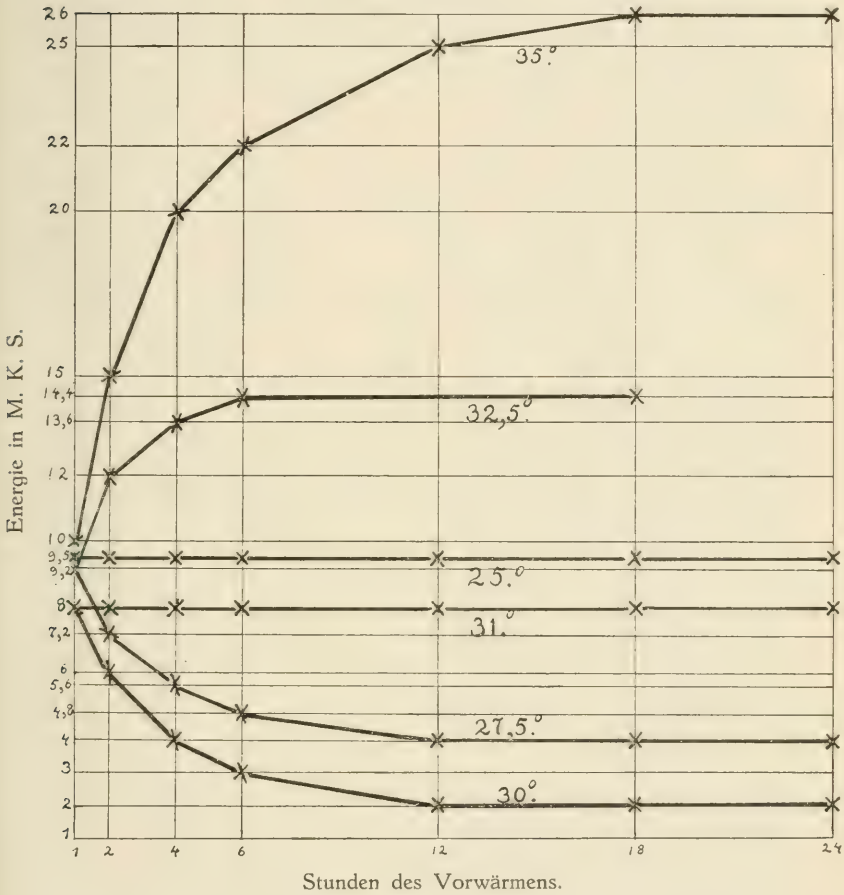


Fig. 1.
Lichtenergiemengen bei 25° bis 35° C.

die Kurve nach 6 Stunden bei 32,5° und nach 18 Stunden bei 35° C. horizontal läuft.

Fig. 2, in 5 Mal kleinerem Massstab angefertigt wie

Fig. 1, zeigt der ungünstige Einfluss längeres Vorwärmens bei 37° und 37,5° C.

Auch hier ist der ungünstige Einfluss im Anfang am

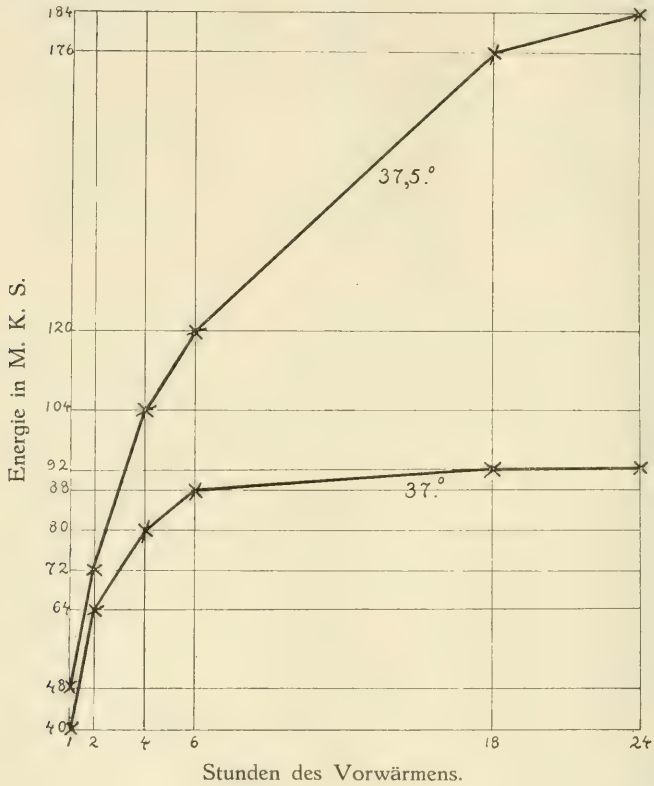


Fig. 2. [1])
Lichtenergiemengen bei 37° und 37,5° C.

Grössten; schliesslich wenden die Kurven sich und laufen horizontal weiter.

Fig. 3 zeigt die zu einer Temperatur von 38° und 39° C. gehörende Kurven.

[1]) In 5 Mal kleinerem Massstab angefertigt wie Fig. 1.

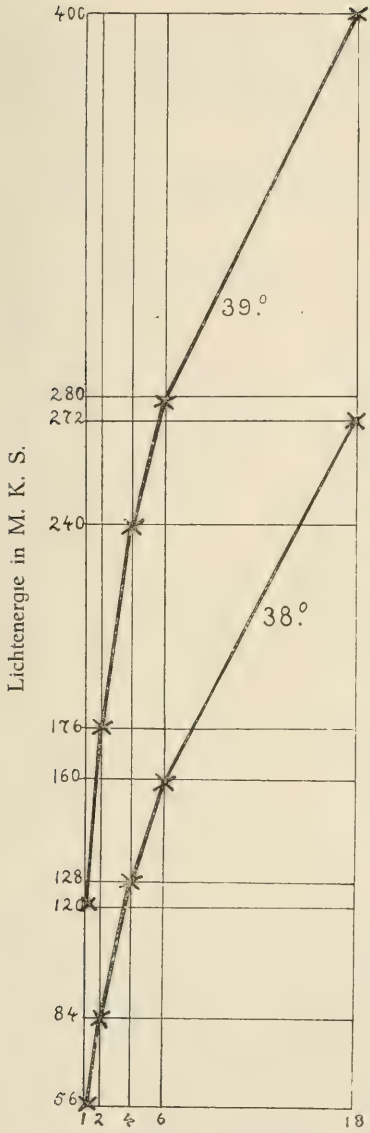


Fig. 3. [1])
Lichtenergiemengen bei 38° und 39° C.

Bei 38° und 39° ist zwar, wie bei 32,5° bis 37,5° der ungünstige Einfluss im Anfang am Grössten, allein es war hier nicht möglich, die Versuche so lange fortzusetzen, bis die Lichtenergiemenge konstant blieb.

Bei 40° C. war es, wie oben gesagt, nur möglich die Energiemenge nach einer Stunde langem Vorwärmen zu bestimmen.

Die Bestimmungen der Präsentationszeiten und der Energiemengen, welche bei verschiedenen Temperaturen nach kürzerem oder längerem Vorwärmen eine Krümmung von 1,5 mm. veranlassen, findet man in den Tabellen, am Ende dieser Arbeit.

§ 11. Zusammenfassung der Resultate.

Die unterstehende Tabelle gibt eine Übersicht der gefundenen Lichtenergiemengen; für jede Temperatur sind die Energiemengen nach einer Stunde und mehreren Stunden langem Vorwärmen angegeben.

[1]) In 10 Mal kleinerem Massstab angefertigt wie Fig. 1.

Tabelle.

Temperatur.	nach 1 Stunde vorwärmen.	nach 2 St.	nach 4 St.	nach 6 St.	nach 12 St.	nach 18 St.	nach 24 St.	nach 48 St.
—2°	200	200						
0°	160	160	160	160				
5	70,5	70,5	70,5	70,5				
10°	52,5	52,5	52,5	52,5				
15°	24,5	24,5	24,5	24,5		24,5		24,5
20°	20	20	20	20		20		
25°	9,5	9,5	9,5	9,5		9,5		
27,5°	9,2	7,2	5,6	4,8	4	4	4	
30°	8	6	4	3	2	2	2	2
31°	8	8	8	8		8		
32,5°	9,2	12	13,6	14,4		14,4		
35°	10	15	20	22	25	26	26	26
37°	40	64	80	88		92	92	
37,5°	48	72	104	120		176	184	184
38°	56	84	128	160		272	320	
39°	120	176	240	280		400		
40°	1680							

Aus der Tabelle ergibt sich deutlich der grosse Einfluss der Temperatur auf die Perzeption und der grosse Einfluss, welchen die Zeit des Vorwärmens bei höheren Temperaturen auf die Perzeption hat.

In Figur 4 ist die Lichtenergiemenge als Funktion der Temperatur dargestellt. Als Abszissen sind die verschiedenen Temperaturen, als Ordinaten die Energiemengen in M. K. S. eingetragen.

Die von 25 an mit verschiedener Punktierung ange-

gebenen Linien geben die zu verschiedener Dauer des Vorwärmens gehörenden Energiemengen an.

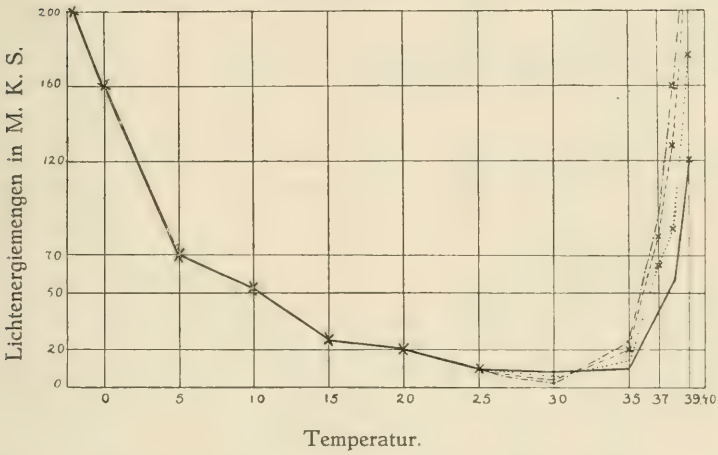


Fig. 4. ———— nach einer Stunde des Vorwärmens.
..... „ 2 Stunden „ „
— — — „ 4 „ „ „
— . — . — „ 6 „ „ „

Die Kurve des Einflusses der Temperatur auf die Perzeption ist eine Optimumkurve.

§ 12. Nachwirkung des Vorwärmens auf die Reaktions- oder Krümmungszeit.

Wie früher gesagt, wurden die Keimlinge nach der Reizung stets bei 20° C. gestellt, die Reaktion musste also immer bei dieser Temperatur stattfinden.

Es war nun aber fraglich, ob nur die Perzeption von der Temperatur beeinflusst wurde, ob nicht auch die Reaktionszeit [1]) diesen Einfluss empfand.

---

[1]) Mit Reaktions- oder Krümmungszeit wird hier gemeint die Zeit vom Anfang der Reizung an, bis die Krümmung von 1,5 mm. aufgetreten war.

Es wäre möglich gewesen, dass auch die Reaktion die Nachwirkung des Vorwärmens bei der zu untersuchenden Temperatur empfand.

Die gefundene Reaktionszeiten waren:

bei	0° C.	120	Minuten.	
„	5° C.	90	„	
„	10° C.	90	„	
„	15° C.	90	„	
„	20° C.	90	„	
„	25° C.	85	„	
„	30° C.	85	„	
„	35° C.	90	„	, nach einer Stunde bis 12 St. langem Vorwärmen; nach längerem Vorwärmen 120 Minuten.
„	37° C.	90	„	; nach längerem Vorwärmen 120 Minuten.
„	38° C.	100	„	; nach längerem Vorwärmen 120 Minuten.
„	39° C.	120	„	
„	40° C.	150 bis 180	Minuten.	

Die Reaktions- oder Krümmungszeit ist also fast konstant, mit Ausnahme von den hohen Temperaturen 39° und 40° und von der Temperatur von 0°.

Es zeigte sich, dass die Temperatur, bei welcher das Vorwärmen statt fand, nur bei 0°, 39° und 40°, und nach sehr langem Aufenthalt bei 35°, 37° und 38° einen merklichen Einfluss auf die Reaktionszeit bei 20° hatte.

Daraus ergibt sich als sehr wahrscheinlicher Schluss aus den oben angegebenen Zahlen für die verschiedenen Energiemengen, welche eine bestimmte Reaktion auslösen, dass die Temperatur nur die Perzeption beeinflusst hat. Dieser Schluss wird von den in

Kap. III beschriebenen Resultaten über den Einfluss der Temperatur auf die Reaktionszeit vollkommen bestätigt.

Zweiter Teil.

§. 13. Das Abklingen des ungünstigen Einflusses des Vorwärmens bei hoher Temperatur auf die Perzeption bei 20° C.

Nachdem gefunden war, dass hohe Temperaturen einen ungünstigen Einfluss auf die Perzeption hatten, musste untersucht werden, ob dieser Einfluss von einer bleibenden Beschädigung der reizempfindlichen Substanz veranlasst wurde, oder ob er von vorübergehender Art war.

Die Keimlinge wurden zu diesem Zweck nach einer Stunde langem Vorwärmen bei 39° und 40° bei 20° gebracht und nach einiger Zeit belichtet, um zu sehen, in wie weit die Perzeption bei 20° von diesem vorangehenden Aufenthalt bei hoher Temperatur beeinflusst war.

Zu diesen Versuchen musste aber eine andere Aufstellung benutzt werden. In einem zweiten Thermostat wurden die Pflanzen bei 20°, nach vorangehendem Vorwärmen bei der hohen Temperatur, gereizt.

Nach einer Stunde langem Vorwärmen bei 39° zeigte es sich, dass die Erde der Gefässe, also gewiss auch die Pflanzen, nach 25 bis 30 Minuten die Temperatur des Thermostats (20°) angenommen hatte. Darum wurden einige Gefässe eine Stunde bei 39° vorgewärmt und, nach einer halben Stunde Aufenthalt bei 20° mit verschiedenen Lichtmengen einseitig gereizt, stets bei dieser selben Temperatur von 20°. Der ungünstige Einfluss des Vorwärmens bei 39° auf die Perzeption bei 20° zeigte sich deutlich, indem die Lichtenergiemenge, welche eine Krümmung von 1,5 mm. verursachte,

nicht wie sonst 20 M. K. S. war, sondern nicht weniger als 90 M. K. S. [1]).

Bei den folgenden Versuchen blieben die Pflanzen, nach einer Stunde langem Vorwärmen bei 39°, der Reihe nach eine Stunde, $1\frac{1}{4}$ Stunde, $1\frac{3}{4}$ Stunde, 3 Stunden und 4 Stunden bei 20° bevor sie belichtet wurden. Es zeigte sich, dass je länger die Pflanzen bei 20° blieben, desto kleiner die Lichtenergiemenge, welche benötigt war, die früher genannte Krümmung zu induzieren, bis schliesslich nach 3 Stunden bei 20° die Krümmung von 1,5 mm. von 20 M. K. S., also von der normalen Energiemenge bei 20°, ausgelöst wurde. In dieser Zeit war also der ungünstige Einfluss des Vorwärmens bei 39° auf die Perzeption ganz abgeklungen.

Die folgende Tabelle zeigt das Abklingen des ungünstigen Einflusses des Vorwärmens bei 39° auf die Perzeption bei 20°.

Tabelle I.

Aufenthalt bei 20° nach einer Stunde langem Vorwärmen bei 39°.	Präsentationszeit.	Lichtstärke.	Lichtenergiemenge.
$\frac{1}{2}$ Stunde.	180″	0,5 M. K.	90 M. K. S.
$\frac{3}{4}$ „	120″	0,5 M. K.	60 M. K. S.
1 „	100″	0,5 M. K.	50 M. K. S.
$1\frac{1}{4}$ „	80″	0,5 M. K.	40 M. K. S.
$1\frac{3}{4}$ „	60″	0,5 M. K.	30 M. K. S.
3 „	40″	0,5 M. K.	20 M. K. S.
4 „	40″	0,5 M. K.	20 M. K. S.

[1]) Wenn wir schneller abkühlen, indem die Pflanzen eine kurze Zeit in Eis gestellt werden, und dann belichten, ist eine noch grössere Licht-

Eine zweite Reihe von Versuchen bezog sich auf das Abklingen des ungünstigen Einflusses von einem zwei Stunden langen Vorwärmen bei 39°. Auch hier hatte die Erde der Gefässe, nachdem die Pflanzen eine halbe Stunde bei 20° abgekühlt waren, die Temperatur der Umgebung angenommen. Zu diesen Versuchen gehört die folgende Tabelle; der ungünstige Einfluss ist hier nach 6 Stunden abgeklungen.

Tabelle II.

Aufenthalt bei 20° nach zwei Stunden langem Vorwärmen bei 39°.	Präsentationszeit.	Lichtstärke.	Lichtenergiemenge.
½ Stunde.	300″	0,5 M. K.	150 M. K. S.
1 „	200″	0,5 M. K.	100 M. K. S.
2 Stunden.	120″	0,5 M. K.	60 M. K. S.
3 „	90″	0,5 M. K.	45 M. K. S.
4 „	120″	0,25 M. K.	30 M. K. S.
6 „	80″	0,25 M. K.	20 M. K. S.

Dann wurden noch einige Bestimmungen nach einer halben Stunde langem Vorwärmen bei 39° gemacht [1]).

menge zur Auslösung der Krümmung nötig. (etwa 105 M. K. S.) In diesem Fall kann man schon nach 10 bis 15 Minuten, statt nach einer halben Stunde, belichten.

[1]) Zuerst wurde die Lichtenergiemenge bestimmt, welche nach einer halben Stunde langem Vorwärmen bei 39° eine Krümmung von 1,5 mm. induziert. Nach einer halben Stunde bei 39° hatte die Erde der Gefässe gerade oder noch nicht ganz die Temperatur der Umgebung angenommen. Der ungünstige Einfluss hatte sich also noch nicht in ganzer Grösse bemerklich gemacht. Die gefundene Lichtmenge war nur 70 M. K. S., während sie nach einer Stunde des Vorwärmens bei 39° 120 M. K. S. war. Nach einer Stunde langem Vorwärmen bei 38° ist sie

Tabelle III zeigt das Abklingen des ungünstigen Einflusses von diesem Vorwärmen auf die Perzeption bei 20°. Nach 2 Stunden hat der ungünstige Einfluss ganz aufgehört.

Tabelle III.

Aufenhalt bei 20° nach einer halben Stunde des Vorwärmens bei 39°.	Präsentationszeit.	Lichtstärke.	Lichtenergiemenge.
$\frac{1}{2}$ Stunde.	160″	0,25 M. K.	40 M. K. S.
$1\frac{1}{2}$ „	100″	0,25 M. K.	25 M. K. S.
2 Stunden.	80″	0,25 M. K.	20 M. K. S.

Zu den Tabellen I, II und III gehört Figur 5. Die mit 1, 2 und 3 angegebenen Kurven beziehen sich auf das Abklingen des ungünstigen Einflusses eines Vorwärmens von einer halben Stunde (1), einer Stunde (2) und zwei Stunden bei 39°. Als Abszissen sind die Zeiten des Vorwärmens, als Ordinaten die Lichtenergiemengen eingetragen.

Kurve 1. Perzeption bei 20° nach vorangehendem, einer halben Stunde langen, Aufenthalt bei 39°.

Kurve 2. Perzeption bei 20° nach vorangehendem, einer Stunde langen, Aufenthalt bei 39°.

Kurve 3. Perzeption bei 20° nach vorangehendem, zwei Stunden langen, Aufenthalt bei 39°.

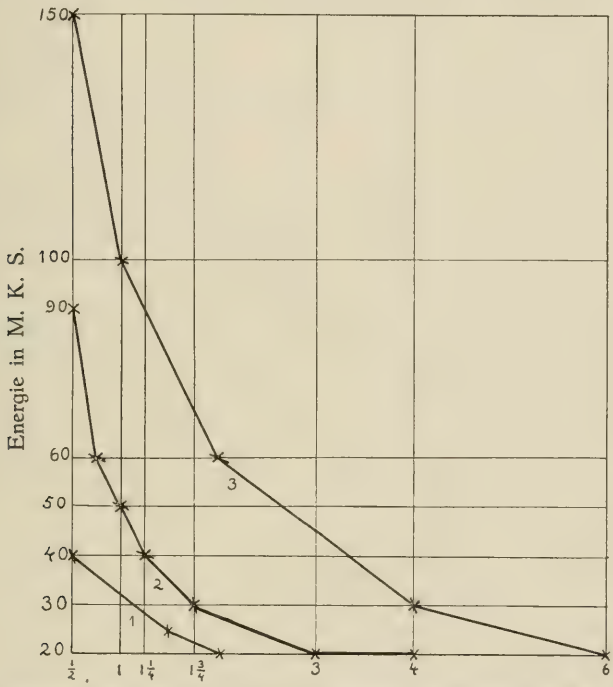
---

schon 56 M. K. S., nach 2 Stunden 84 M. K. S. Hieraus lässt sich folgern, dass nach einer halben Stunde langem Vorwärmen bei 39° der ungünstige Einfluss dieser Temperatur nicht in ganzer Grösse gewirkt hat, war die gefundene Energiemenge doch viel geringer als nach einer Stunde und selbst geringer als nach 2 Stunden langem Vorwärmen bei 38°.

Die Lichtenergiemenge nach einer halben Stunde langem Vorwärmen bei 38° (30 M. K. S.) war sogar kleiner als nach einer Stunde bei 37,5° (48 M. K. S.). Hier hat der ungünstige Einflus also auch nicht in ganzer Grösse gewirkt.

Auch die, von einem Vorwärmen bei 40° C. herrührende, Beschädigung zeigte sich, nicht von bleibender Art zu sein.

Nach einem Aufenthalt von einer Stunde bei 40° wurden die Pflanzen in den anderen Thermostat bei 20°



Aufenthalt bei 20°, nach vorangehendem Vorwärmen bei 39°.

Fig. 5.
Das Abklingen des ungünstigen Einflusses des Vorwärmens bei 39° auf die Perzeption bei 20°.

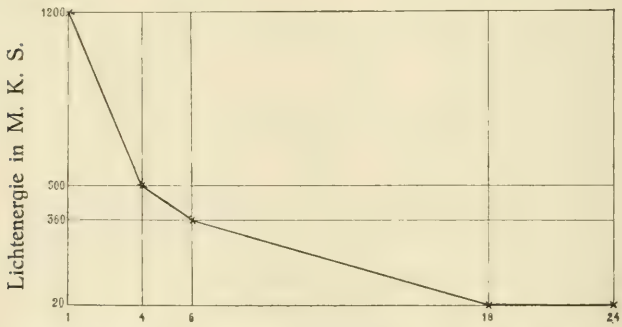
gebracht und nach 24 Stunden belichtet. Es zeigte sich, dass der ungünstige Einfluss des Vorwärmens bei 40° nach 24 Stunden ganz und gar verschwunden war. Die Lichtenergiemengen, welche nach kürzerem oder längerem Aufenthalt bei 20°,

nach vorangehendem, einer Stunde langen, Vorwärmen bei 40°, eine Krümmung von 1,5 mm. veranlassen, sind in der Tabelle IV zusammengestellt.

Tabelle IV.

Aufenthalt bei 20° nach einer Stunde langem Vorwärmen bei 40°.	Präsentationszeit.	Lichtstärke.	Lichtenergiemenge.
1 Stunde.	300″	4 M. K.	1200 M. K. S.
4 Stunden.	125″	4 M. K.	500 M. K. S.
6 „	90″	4 M. K.	360 M. K. S.
18 „	80″	0,25 M. K.	20 M. K. S.
24 „	80″	0,25 M. K.	20 M. K. S.

Zu der Tabelle gehört Figur 6. Als Abszissen sind die Zeiten des Vorwärmens, als Ordinaten die Lichtenergiemengen eingetragen.



Stunden bei 20°, nach vorangehendem Vorwärmen bei 40°.

Fig. 6. [1])

Das Abklingen des ungünstigen Einflusses des Vorwärmens bei 40° auf die Perzeption bei 20°.

[1]) In 10 Mal kleinerem Massstab angefertigt wie Fig. 5.

DRITTES KAPITEL.

§ 14. Der Einfluss der Temperatur auf die Reaktions- oder Krümmungszeit.

Bei den, in Kapitel II beschriebenen, Versuchen über den Einfluss der Temperatur auf die Perzeption, ging die Reaktion stets bei 20° C. von Statten. Aus den gefundenen Reaktionszeiten wurde gefolgert, dass die Reaktionszeit, mit Ausnahme der Temperaturen von 0°, 39° und 40°, unabhängig ist von der Temperatur des Vorwärmens, dass also die Temperatur nur die Perzeption beeinflusst hatte. Um darüber ganz gewiss zu sein, wurden jetzt Versuche über den Einfluss der Temperatur auf die Reaktionszeit angestellt. Es wurde zunächst beabsichtigt, die Pflanzen bei 20° C, zu belichten und dann die Reaktion bei verschiedenen Temperaturen auftreten zu lassen. Allein, wenn der Einfluss von hohen Temperaturen, z. B. von 37° C. auf die Reaktion bestimmt werden soll, wird bei dieser Weise von Arbeiten die Reaktion von allen, zwischen 20° und 37° liegenden Temperaturen beeinflusst und man bekommt nicht nur das Bild des Einflusses von 37° auf die Reaktionszeit, sondern ausserdem des Einflusses von allen Temperaturen zwischen 20° und 37°. Das einzige Mittel, diesem Fehler vorzubeugen, war, die Reaktion bei derselben Temperatur wie die Perzeption zu veranlassen.

Die Aufstellung des Apparats war genau so wie bei den in § 10 beschriebenen Versuchen über den Einfluss der Temperatur auf die Perzeption. Die Pflanzen wurden,

nach Vorwärmen bei der zu untersuchenden Temperatur belichtet und im Thermostat stehen belassen; die Reaktion fand also bei derselben Temperatur wie die Perzeption statt.

Das Vorwärmen vor der Reizung war stets mindestens eine Stunde.

Allein, auch diese Weise von Experimentieren hatte ihre Beschwerden, denn bei hohen Temperaturen empfand jetzt die Reaktion den ungünstigen Einfluss eines längeren Aufenthaltes; mit jeder Stunde Aufenthalt bei diesen Temperaturen wurde die Reaktionszeit verlängert; bei 37° war es noch möglich, die Reaktionszeit zu bestimmen, indem der ungünstige Einfluss allmählich geringer wird, bei 38° war die Reaktionszeit nicht mehr zu bestimmen [1]).

Bei jeder zu untersuchenden Temperatur wurde stets mit der in Kapitel II gefundenen Energiemenge gereizt, aber mit einer anderen Lichtstärke; die Präsentationszeit war also auch eine andere. Dieselbe Energiemenge verursachte wieder eine Krümmung von 15 mm. der Spitzen der Koleoptilen; in dieser Hinsicht sind diese Versuche also eine Bestätigung der in Kapitel II gefundenen Zahlen.

Die Versuche wurden folgender Weise gemacht: nach einer Stunde langem Vorwärmen wurden die Pflanzen mit der früher gefundenen Lichtenergiemenge gereizt. Fünf Gefässe konnten zu gleicher Zeit belichtet werden. Nach einer bestimmten Zeit, zuerst stets nach 1½ Stunde, wurde ein Gefäss aus dem Thermostat genommen und sodann bei rotem Licht beobachtet, ob eine Krümmung (makroskopisch) auftrat und wie stark diese Krümmung war. Aus der Stärke der Krümmung konnte dann leicht gefolgert werden, ob die Reaktionszeit 1½ Stunde oder länger war. Ergab sich schon nach 1½ Stunde die

[1]) Siehe die Kurven des Einflusses der Temperatur auf die Perzeption bei 37° und 38°.

Krümmung von 1,5 mm., dann musste mit der Möglichkeit einer kürzeren Reaktionszeit gerechnet werden; in einem folgenden Versuch wurde dann nach kürzerer Zeit beobachtet. War die Krümmung von 1,5 mm. nach 1½ Stunde noch nicht da, so wurde jede 5 oder 10 Minuten ein Gefäss aus dem Thermostat genommen und die Stärke der Krümmung beobachtet. Wenn die Reaktionszeit allem Anschein nach sehr lang war, so wurde nach jeder halben Stunde oder jeder Stunde ein Gefäss aus dem Thermostat genommen und beobachtet. Waren die 5 Gefässe alle gebraucht, so wurde ein neuer Versuch gemacht, so lange, bis die Reaktionszeit gefunden war.

Zuerst wurden stets schwache Krümmungen beobachtet; allmählich wurden sie stärker, bis schliesslich die Krümmung von 1,5 mm. auftrat, wonach die Krümmung konstant blieb.

Nachdem die Versuche mit einer Stunde langem Vorwärmen vor der Reizung beendigt waren, wurde nach längerem Aufenthalt bei der zu untersuchenden Temperatur belichtet, um zu entscheiden, ob der günstige oder ungünstige Einfluss des Vorwärmens auf die Perzeption sich auch über die Reaktion ausbreite. Dies war auch wirklich der Fall.

Zwischen 5° und 35° C. wurden die Versuche bei um 5° steigenden Temperaturen, und weiter bei 37° und 38° C. angestellt.

Bei 5° war die Reaktionszeit 5 Stunden; bei 10° 3 Stunden; bei 15° 2 Stunden; bei 20° 1½ Stunde; bei 25° 80 Minuten. Die Reaktionszeit nimmt also, ganz wie die Präsentationszeit, von 5° bis 25° stets ab, aber nicht in gleich grossem Masse.

Von 0° bis 25° blieb die Reaktionszeit nach längerem Vorwärmen konstant.

Bei 30° war der günstige Einfluss von län-

gerem Vorwärmen bemerklich; nach einer Stunde des Vorwärmens war die Reaktionszeit 70 Minuten, nach längerem Vorwärmen eine Stunde; die Reaktionszeit nimmt hier ab, aber nicht so stark wie die Präsentationszeit.

Bei 35° war die Reaktionszeit nach einer Stunde langem Vorwärmen 100 Minuten, nach 6 Stunden langem Vorwärmen 2 Stundem und nach 18 Stunden langem Vorwärmen 2½ Stunde; der ungünstige Einfluss von einem längeren Aufenthalt bei 35° zeigt sich also deutlich.

Nach einer Stunde langem Vorwärmen bei 37° war die Reaktionszeit 6 Stunden, was wohl von dem stark zunehmenden ungünstigen Einfluss dieser Temperatur verursacht wurde. Nach 2 Stunden langem Vorwärmen war die Reaktionszeit 9 Stunden, nach 18 Stunden langem Vorwärmen 12 Stunden, wonach sie sich nicht mehr änderte.

Bei 38° war die Reaktionszeit nicht mehr zu bestimmen, also ∞, was genau übereinstimmt mit dem gefundenen, stets zunehmenden ungünstigen Einfluss dieser Temperatur auf die Perzeption (Fig. 3).

Die bei verschiedenen Temperaturen gefundenen Reaktionszeiten sind in der unterstehenden Tabelle zusammengefasst; zur Vergleichung steht darunter die Tabelle der Reaktionszeiten, welche gefunden wurden, wenn die Perzeption bei verschiedenen Temperaturen und die Reaktion stets bei 20° stattfindet.

Aus den nachkommenden Tabellen geht hervor, dass die Reaktionszeit abhängig ist von der Temperatur. Wenn die Perzeption bei verschiedenen Temperaturen stattfindet und die Reaktion stets bei 20°, ist die Reaktionszeit fast konstant, mit Ausnahme der hohen Temperaturen, nach längerem Vorwärmen. Es ist oberhalb 37° nicht möglich, den Einfluss der Temperatur auf

Tabellen.

Perzeption und Reaktion bei derselben Temperatur.

Temperatur.	Reaktionszeit nach einer Stunde langem Vorwärmen.	R.-Z. nach 2 Stunden langem Vorwärmen.	R.-Z. nach 6 Stunden langem Vorwärmen.	R.-Z. nach 18 Stunden langem Vorwärmen.
5°	300 Min.	300 Min.		
10°	180 „		180 Min.	
15°	120 „		120 „	
20°	90 „	90 „	90 „	90 Min.
25°	80 „		80 „	
30°	70 „	60 „	60 „	60 „
35°	100 „		120 „	150 „
37°	360 „	540 „		720 „
38°	∞			

Perzeption bei verschiedenen Temp., Reaktion bei 20°.

Temperatur.	R.-Z. nach 1 Stunde langem Vorwärmen.	R.-Z. nach 2 Stunden langem Vorwärmen.	R.-Z. nach 6 Stunden langem Vorwärmen.	R.-Z. nach 18 Stunden langem Vorwärmen.
5°	90 Min.	90 Min.	90 Min.	90 Min.
10°	90 „	90 „	90 „	90 „
15°	90 „	90 „	90 „	90 „
20°	90 „	90 „	90 „	90 „
25°	85 „	85 „	85 „	85 „
30°	85 „	85 „	85 „	85 „
35°	90 „	90 „	90 „	120 „
37°	90 „	90 „	90 „	120 „
38°	100 „	100 „	100 „	120 „

die Perzeption und den Einfluss der Temperatur auf die Reaktionszeit ganz von einander zu trennen, wie bei den Temperaturen unterhalb 35°, bei welchen die Reaktionszeit konstant ist.

Die nach einem 18 Stunden langen Vorwärmen ge-

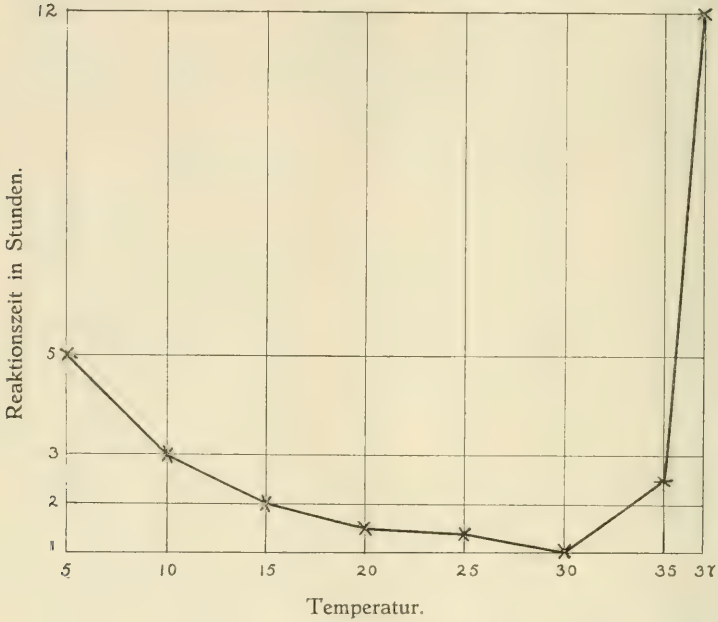


Fig. 7.
Die Reaktionszeit nach einem 18 Stunden langen Vorwärmen als Funktion der Temperatur.

fundenen Reaktionszeiten bei 5° bis 37° sind in Figur 7 graphisch dargestellt [1]). Als Abszissen sind die Tempe-

[1]) In der oberstehenden Tabelle (Perzeption und Reaktion bei derselben Temperatur) findet man zwar nur die Reaktionszeiten nach einem 18 Stunden langen Vorwärmen für 20°, 30°, 35° und 37° angegeben, für die anderen Temperaturen: 5°, 10°, 15° und 25° darf man aber, indem die Reaktionszeiten bei diesen Temperaturen konstant sind, die zu einem kürzeren Aufenthalt als 18 Stunden gehörenden Reaktionszeiten gebrauchen.

turen, als Ordinaten die Reaktionszeiten (in Stunden) eingetragen.

Um die gefundenen Reaktionszeiten bei verschiedenen Temperaturen mit einander vergleichen zu können, war es nötig, die Reaktionszeiten nach mehr als zwölf Stunden langem Vorwärmen zu nehmen, weil dann erst, bei hohen Temperaturen, die Reaktionszeit konstant blieb.

VIERTES KAPITEL.

Besprechung der Resultate.

Die Perzeption.

§ 15. Wie in § 11 gesagt, kann man den Einfluss der Temperatur auf die Perzeption graphisch durch eine Optimumkurve darstellen. Die phototropische Perzeption wird also in gleicher Weise wie die geotropische von der Temperatur beeinflusst [1]).

Das Optimum ist 30° (Fig. 4).

Während aus meinen Versuchen deutlich hervorgeht, dass die phototropische Perzeption in grosser Abhängigkeit von der Temperatur steht, ist Nybergh [2]) der Meinung, die phototropische Präsentationszeit werde nicht messbar von der Temperatur beeinflusst.

Nybergh gründet seine Meinung auf Versuche bei extremen Temperaturen, namentlich bei 40° bis 47,3° C. und bei 0° bis —3° C. Für die phototropische Schwelle bei Zimmertemperatur erhielt er den Wert: 15 M. K. S. Bei 0° und —3° C. reagierten die Pflanzen deutlich bei der phototropischen Schwelle normaler *Avena*-Koleoptilen (also auf eine Lichtmenge von 15 M. K. S.). Auch bei den hohen Temperaturen, 40° bis 47,3° C. fand er, dass die phototropische Perzeptionsfähigkeit ungeschwächt fortdauerte.

[1]) Rutgers; 1912; S. 58.
[2]) Nybergh; 1912.

Nach dem Erscheinen der Arbeit Nybergh's habe ich die Versuche bei extremen Temperaturen noch einmal gemacht, nicht nur mit dem zuvor von mir gebrauchten Handelshafer, sondern auch mit dem von Nybergh benutzten Segerhafer, kam aber zu denselben Resultaten wie früher [1]). Auch der Segerhafer reagierte, genau wie der Handelshafer, oberhalb 40° C. nicht mehr auf die Belichtung [2]), obwohl die Keimlinge noch nicht bei 43° C., sondern erst bei 47° C. (nach 2- bis 4-stündigem Aufenthalt) starben.

Bei 0° und —2° C. reagierten die Keimlinge gar nicht bei der phototropischen Schwelle normaler Keimlinge; es waren viel grössere Lichtmengen dazu nötig, Krümmungen der Koleoptilen zu veranlassen.

Die von mir bei extremen Temperaturen mit Segerhafer gemachten Versuche deuten also, ganz wie die mit dem Handelshafer, auf eine starke Abhängigkeit der Perzeption von der Temperatur.

Wie sich die Resultate Nybergh's erklären lassen, kann ich nicht vermuten; ich kann nur mitteilen, dass, wie gesagt, bei der Nachprüfung meine früher erhaltenen Resultate sich auch beim Segerhafer vollkommen bestätigen liessen.

§ 16. Die Regel von van 't Hoff.

Wie beim Geotropismus trifft beim Phototropismus die Regel von van 't Hoff zu und zwar bis zu einer Temperatur von 30° C. Die Lichtmenge in M. K. S.,

---

[1]) Die Resultate dieser Versuche sind in einer kurzen Mitteillung: „Die phototropische Empfindlichkeit des Segerhafers bei extremen Temperaturen" in den Berichten d. deutschen bot Gesellschaft; 1913; Band 31 publiziert.

[2]) Dass die Keimlinge oberhalb 40° C. nicht mehr auf die Belichtung reagieren, stimmt mit der von Fitting gefundenen Hemmung der Reizleitung.

welche bei verschiedenen Temperaturen die bekannte Krümmung der Koleoptilen veranlasst, nimmt bis zum Optimum ab, indem die Perzeption mit grösserer Geschwindigkeit stattfindet. Um die Temperatur-Koëffizienten zu finden, muss man hier also nicht bestimmen, wie die gefundenen Lichtmengen sich verhalten, sondern deren reziproke Werte berechnen, oder, was auf eins heraus kommt: man bestimmt nicht $\frac{K_{20}}{K_{10}}$, $\frac{K_{30}}{K_{20}}$ u.s.w., sondern $\frac{K_{10}}{K_{20}}$, $\frac{K_{20}}{K_{30}}$ u.s.w.

Die Temperatur-Koëffizienten sind:

$\frac{K_0}{K_{10}} = 3.$ $\frac{K_{15}}{K_{25}} = 2{,}6.$

$\frac{K_5}{K_{15}} = 2{,}8.$ $\frac{K_{20}}{K_{30}} = 2{,}5.$

$\frac{K_{10}}{K_{20}} = 2{,}6.$ $\frac{K_{25}}{K_{35}} = 0{,}95.$

Bis 30° bleiben die Koëffizienten fast konstant (nur ein geringes Sinken ist zu bemerken), um nachher stark zu sinken, was übereinstimmt mit dem bei anderen Lebensprozessen Gefundenen.

Von 0° bis 30° C. trifft also die Regel von van 't Hoff für die phototropische Perzeption zu. Der durchschnittliche Wert der Koëffizienten ist 2,6. Bei chemischen Reaktionsgeschwindigkeiten liegt der Temperatur-Koëffizient bekanntlich meistens zwischen 2 und 3; ich möchte aber aus den gefundenen Koëffizienten nicht folgern, dass die Perzeption nur mit chemischen Prozessen verknüpft sei. Ebensowenig darf man aus der Meinung Nybergh's, dass die Präsentationszeit nicht messbar von der Temperatur beeinflusst werde, schliessen, die Perzeption sei nur mit photochemischen Prozessen verknüpft (indem bei photochemischen Prozessen der Koëffizient meistens 1 bis 1,4 ist). Ich meine, der Temperatur-Koëffizient

kann uns nichts über die Natur der Perzeption lehren, denn der Reizvorgang besteht wohl aus mehreren Prozessen, welche auf verschiedene Weisen von der Temperatur beeinflusst werden könnten.

§ 17. Optimum und Zeitfaktor.

Wie schon in der Einleitung gesagt, ist nach Blackman das Optimum kein absoluter Wert.

Die Theorie Blackman's, dass nach einer unendlich kurzen Zeit der Beobachtung das Optimum verschwinden werde, ist jetzt nicht mehr zu beweisen [1]); man weiss nicht, nach welcher Kurve man extrapolieren soll, indem die Temperatur-Koëffizienten nicht, wie Blackman annahm, konstant sind.

Obwohl es also nicht möglich ist, für die phototropische Perzeption die Lichtmengen bei hohen Temperaturen nach einer unendlich kurzen Zeit des Vorwärmens durch Extrapolation zu finden, um daraus zu folgern, das Optimum sei nicht primär, sondern secundär, gibt es doch einige Gründe, welche es wahrscheinlich machen, das Optimum sei secundär und entstehe durch den schädlichen Einfluss des Vorwärmens bei hohen Temperaturen.

Dass wirklich die bei hohen Temperaturen gefundenen grossen Lichtmengen von einem ungünstigen Einfluss dieser Temperaturen verursacht werden und dass also das Entstehen des Optimums von einem „limiting factor", dem ungünstigen Einfluss hoher Temperaturen, verursacht wird, während ohne diesen „limiting factor" die Reaktionsgeschwindigkeit stets zunehmen würde, zeigen die in § 13 beschriebenen Versuche über das Abklingen des ungünstigen Einflusses des Vorwärmens bei hoher Temperatur auf die Perzeption bei 20°. Dieser ungünstige Einfluss auf die Perzeption bei 20° wird,

---

[1]) C. P. Cohen Stuart; 1912.

nach längerem Aufenthalt bei dieser Temperatur, allmählich geringer und verschwindet schliesslich ganz. Der vorangehende Aufenthalt bei der hohen Temperatur veranlasst also keine bleibende Beschädigung der reizempfindlichen Substanz; man hat es hier nicht mit einer bleibenden Veränderung eines Teiles der reizempfindlichen Substanz zu tun, sondern mit einem vorübergehenden schädlichen Einfluss. Selbst der ungünstige Einfluss eines Aufenthaltes von einer Stunde bei 40° ist nach 18 Stunden bei 20° ganz überwunden, während, wenn gleich nach dem Vorwärmen bei 40° gereizt wird, eine Lichtmenge von etwa 1600 M. K. S. nötig ist, die bekannte Krümmung zu veranlassen!

Es ergibt sich daraus deutlich, dass die zu hohen Temperaturen gehörenden grossen Lichtmengen von einem ungünstigen Einfluss dieser Temperaturen auf die Perzeption verursacht werden.

Wäre es möglich, so kurz vorzuwärmen, dass dieser schädliche Einfluss nicht zur Geltung käme, dann würde die Reaktionsgeschwindigkeit bei hohen Temperaturen wohl zunehmen und das Optimum würde verschwinden.

Wenn man sich die für höheren Temperaturen gefundenen Kurven (Fig. 2 und 3) ansieht, ergibt es sich, dass der ungünstige Einfluss der höheren Temperaturen im Anfang am Grössten ist; wenn man die Kurven nach der anderen Seite, also für eine kürzere Zeit des Vorwärmens verlängern könnte, würden die Kurven schnell sinken, wie schon die Versuche nach einem $\frac{3}{4}$ Stunde langen Vorwärmen bei 38° und 39° zeigen [1]). Sehr wahrscheinlich würde man in dieser Weise für eine unendlich kurze Zeit des Vorwärmens bei hohen Temperaturen viel geringere Lichtmengen finden, sodass die Reaktionsgeschwin-

---

[1]) Siehe § 13.

digkeit bei hohen Temperaturen zunehmen würde, statt, wie nach längerer Zeit des Vorwärmens, abzunehmen.

§ 18. Meine Resultate, die Regel von van 't Hoff treffe für die phototropische Perzeption bis 30° C. zu und oberhalb 30° nicht mehr, was von dem ungünstigen Einfluss hoher Temperaturen auf die Perzeption verursacht werde, stimmen also ganz mit denen von Kuyper für die Atmung höherer Pflanzen und von Rutgers über die geotropische Präsentationszeit überein.

Der Meinung von Kuyper, Rutgers und mir, dass das Optimum secundär sei, steht die Meinung von Fräulein van Amstel[1]), das Optimum sei primär, gegenüber. Ihrer Meinung nach ist die Kurve für eine unendlich kurze Zeit des Vorwärmens eine Optimumkurve. Der ungünstige Einfluss der hohen Temperaturen soll also auch nach einer unendlich kurzen Zeit der Beobachtung bestehen.

Frl. van Amstel wärmte das Versuchsobjekt, die *Hefe*, während einer bestimmten Zeit (5, 10, 15 und 20 Minuten) bei einer schädlichen Temperatur vor und kühlte dann schnell ab bis eine unschädliche Temperatur erreicht war; die Geschwindigkeit der untersuchten Prozesse wurde bei dieser unschädlichen Temperatur bestimmt. Indem sie das Ergebniss verglich mit dem Ergebniss eines Versuches bei derselben Temperatur, bei welcher die Hefe nicht zuvor unter einer schädlichen Temperatur vorgewärmt war, konnte sie berechnen, welcher Teil der Funktion bleibend von dem schädlichen Einfluss vernichtet wird. Die Kurven, welche, für verschiedene Zeiten des Vorwärmens, das Verhältniss der Temperatur und des Prozents der vernichteten Funktion angeben, nennt sie die „Absterbungskurven". Aus dem Prozent der abgestorbenen Funk-

---

[1]) J. E. v. Amstel; 1912.

tion bei bestimmten Temperaturen und bestimmten Zeiten des Vorwärmens wird berechnet, wie gross die Geschwindigkeit des Prozesses gewesen sein würde, wenn durch Erhitzung nichts abgestorben wäre. Aus den für verschiedene Zeiten des Vorwärmens gefundenen Werten konnte sie eine theoretische Kurve berechnen, welche ein Optimum hat (also: wenn nichts abgestorben war).

Fräulein van Amstel hat angenommen, die Veränderung, von der hohen Temperatur verursacht, sei bleibender Natur. Sehr wahrscheinlich hat man es hier aber nicht mit einer bleibenden Veränderung zu tun, sondern mit einem vorübergehenden ungünstigen Einfluss, von der hohen Temperatur verursacht, ganz wie bei meinen Versuchen über das Abklingen des ungünstigen Einflusses des Vorwärmens bei 39° und 40° auf die Perzeption bei 20° C. Wenn Frl. van Amstel die Reaktionsgeschwindigkeit (nach dem Abkühlen) bei unschädlicher Temperatur bestimmt, ist dieser ungünstige Einfluss schon während des Abkühlens im Abklingen begriffen. Sie bekommt also nicht die Reaktionsgeschwindigkeit des Prozesses, welche es gleich nach dem Vorwärmen bei der schädlichen Temperatur hatte, aber eine grössere Reaktionsgeschwindigkeit, indem der ungünstige Einfluss schon etwas abgeklungen ist. Um die Reaktionsgeschwindigkeit des Prozesses, gleich nach dem Vorwärmen bei der ungünstigen Temperatur, zu finden, sollte extrapoliert werden, allein man weiss nicht wie weit, indem man nicht weiss, wie weit der ungünstige Einfluss schon abgeklungen ist. Nur aus den durch Extrapolation gefundenen Reaktionsgeschwindigkeiten dürfte, durch Vergleichung mit der Reaktionsgeschwindigkeit bei der unschädlichen Temperatur, berechnet werden, welcher Teil der Funktion von der schädlichen Temperatur gelähmt wäre.

Aus dem Prozent der abgestorbenen Funktion bei bestimmten Temperaturen und bestimmten Zeiten des Vor-

wärmens hat Frl. van Amstel berechnet, wie gross die Geschwindigkeit des Prozesses gewesen sein würde, wenn durch Erhitzung nichts abgestorben wäre. Sie bekam dann eine theoretische Optimumkurve. Indem aber die Veränderung, von dem Vorwärmen bei hoher Temperatur verursacht, abklingt, darf man, meiner Meinung nach, nicht in dieser Weise zu einer theoretischen Optimumkurve schliessen.

§ 19. Der günstige Einfluss längeres Vorwärmens bei 27,5° und 30° C.

Dem ungünstigen Einfluss eines längeren Vorwärmens bei hohen Temperaturen auf die Perzeption, steht der günstige Einfluss eines mehrstündigen Aufenthaltes bei 27,5° un 30° C. gegenüber.

Auch Rutgers fand für eine Temperatur von 30° C. [1]), Kuyper für Temperaturen von 25° und 30° C. [2]) einen günstigen Einfluss des längeren Vorwärmens. Wir haben es hier also bei so ganz verschiedenen Lebensprozessen wie die Atmung und die geotropische und phototropische Perzeption mit derselben Erscheinung zu tun; es wäre sehr wohl möglich, dass der günstige Einfluss von einem längeren Aufenthalt bei Temperaturen in der Nähe von 30° C. auf verschiedene Lebensprozesse eine mehr allgemeine Lebenserscheinung ist.

Die Reaktion.

§ 20. Der Einfluss der Temperatur auf die Reaktionszeit.

Die Reaktion ist, ganz wie die Perzeption, von der Temperatur abhängig.

---

[1]) Rutgers; 1912; S. 56 und 72.

[2]) Kuyper, 1910; S. 170 und 206.

Die für die Reaktionszeiten gefundenen Temperatur-Koëffizienten sind:

$\frac{K_5}{K_{15}} = 2{,}5.$ $\frac{K_{20}}{K_{30}} = 1{,}5.$

$\frac{K_{10}}{K_{20}} = 2.$ $\frac{K_{25}}{K_{35}} = 0{,}8.$

$\frac{K_{15}}{K_{25}} = 1{,}5.$

Die Koëffizienten sinken, wie bei der Perzeption, aber stärker.

Bei den in Kap. III beschriebenen Versuchen über den Einfluss der Temperatur auf die Reaktionszeit ist stets mit der früher gefundenen, zu einer bestimmten Temperatur und einer bestimmten Zeit des Vorwärmens gehörenden, Lichtmenge gereizt. Vielleicht wird man entgegnen, es wäre besser gewesen, stets mit derselben Lichtmenge und nicht mit der zu der untersuchenden Temperatur gehörenden, zu reizen; allein bei dieser Weise von Arbeiten wurde man nach Reizung mit einer kleinen Lichtmenge bei hohen Temperaturen keine Krümmungen der Koleoptilen bekommen und nach Reizung mit einer grossen Lichtmenge, so, dass bei hohen Temperaturen die Keimlinge reagierten, würden, bei Temperaturen in der Nähe des Optimums, die Krümmungen viel stärker sein als 1,5 mm.

Dass es erlaubt war, mit der früher gefundenen Lichtmenge zu reizen, geht daraus hervor, dass tatsächlich nach Ablauf der Reaktionszeit die Krümmung von 1,5 mm. auftrat.

Genau wie bei der Perzeption fand ich auch hier einen günstigen Einfluss des längeren Vorwärmens auf die Reaktionszeit bei 30°. Bei 35° und 37° war die Reaktionszeit nach mehrstündigem Aufenthalt bei diesen Temperaturen grösser.

Indem die Perzeption und die Reaktion beide, bezüglich der Temperatur, der Regel von van 't Hoff folgen, sind der Anfangsprozess (oder die Reihe von Prozessen, die zusammen den Perzeptionsvorgang bilden) und der Endprozess, die Reaktion, in ähnlicher Weise von der Temperatur abhängig.

§ 21. Zusammenfassung der Resultate.

Für die phototropische Perzeption trifft die Regel von van 't Hoff bis zu einer Temperatur von 30° C. zu. Der durchschnittliche Temperatur-Koëffizient ist 2,6.

Dass oberhalb 30° C. die Reaktionsgeschwindigkeit abnimmt und die Regel von van 't Hoff nicht mehr zutrifft, wird von einem „limiting factor", dem ungünstigen Einfluss der hohen Temperaturen auf die Perzeption verursacht.

Dass dieser ungünstige Einfluss tatsächlich das Abnehmen der Reaktionsgeschwindigkeit verursacht und man es hier nicht mit einer bleibenden Lähmung oder etwas derartiges der reizempfindlichen Substanz zu tun hat, lehren die in § 15 beschriebenen Versuche über das Abklingen des ungünstigen Einflusses eines Vorwärmens bei 39° und 40° C. auf die Perzeption bei 20° C.

Die Theorie von Blackman, das Optimum sei nicht primär, sondern secundär, ist für den Phototropismus nicht durch Extrapolation zu beweisen; allein, die obengenannten Versuche zeigen, dass die bei hohen Temperaturen gefundenen grossen Lichtmengen von einem „limiting factor", dem ungünstigen Einfluss der hohen Temperaturen auf die Perzeption, verursacht werden.

Von 0° bis 25° C. ist die Perzeptionsgeschwindigkeit unabhängig von der Zeit des Vorwärmens.

Bei 27,5° und 30° C. hat längeres Vorwärmen einen günstigen Einfluss auf die Perzeption, d. h. die Lichtmenge,

zur Auslösung derselben Krümmung benötigt, wird nach längerem Vorwärmen geringer.

Bei 32,5° C. und höheren Temperaturen hat längeres Vorwärmen einen ungünstigen Einfluss auf die Perzeption: die gefundene Lichtmenge nimmt bei längerem Aufenthalt bei diesen Temperaturen zu.

Der günstige Einfluss bei 27,5° und 30°, wie der ungünstige Einfluss bei 32,5° und höheren Temperaturen, ist im Anfang am Grössten, um später abzunehmen; schliesslich bleibt die Lichtmenge konstant. Nur bei 38° und 39° C. war es nicht möglich, die Versuche so lange fortzusetzen, bis die Lichtmenge konstant blieb.

Bei 31° C. liegt ein Wendepunkt zwischen den günstigen und den ungünstigen Einfluss des fortgesetzten Vorwärmens, indem bei 31° C. die Lichtmenge konstant bleibt.

Nach einem Aufenthalt von einer Stunde bei 40° C. war die Lichtmenge, welche die bekannte Krümmung veranlasst, fast nicht mehr zu bestimmen, nach längerem Aufenthalt gar nicht mehr.

Genau wie die Perzeption steht auch die Reaktionszeit in grosser Abhängigkeit von der Temperatur. Auch hier trifft bis zu einer Temperatur von 30° C. die Regel von van 't Hoff zu; die Temperatur-Koëffizienten sinken stärker wie die für die Perzeption gefundenen.

Bei 30° C. war hier, genau wie bei der Perzeption, ein günstiger Einfluss von längerem Vorwärmen bemerklich.

Bei 35° und 37° C. hatte längeres Vorwärmen einen ungünstigen Einfluss auf die Reaktion, welcher ungünstige Einfluss bei 38° C. stets zunahm, sodass es nicht möglich war, die Reaktionszeit zu bestimmen.

Am Ende dieser Arbeit möchte ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Went, meinen Dank bringen für das fortwährende Interesse in meiner Arbeit und für die Ratschläge bei der Lösung verschiedener Schwierigkeiten.

Utrecht, Botanisches Institut der Universität, März 1914.

ANHANG. DIE TABELLEN.

Die folgenden Tabellen geben eine Übersicht der zu Kap. II (erster Teil) gehörenden Versuche.

In jeder Tabelle findet man die Bestimmung der Präsentationszeit für eine bestimmte Temperatur und eine bestimmte Zeit des Vorwärmens.

Die verschiedenen Spalten der Tabellen geben der Reihe nach, das Datum der Versuche, die Belichtungszeit, die Zahl der benutzten Pflanzen, die Zahl der 1,5 mm. gekrümmten Pflanzen und der Prozent der 1,5 mm. gekrümmten Pflanzen an. Unter jeder Tabelle sind die gefundene Präsentationszeit, die benutzte Lichtstärke und die Lichtmenge, welche eine Krümmung von 1,5 mm. bei 50 Prozent der Pflanzen veranlasst, angegeben.

Die meisten Tabellen sind stark verkürzt; nur die Zahlen, die sich beziehen auf Versuchen, bei welchen sich 30 bis 70 Proz. der Pflanzen gekrümmt hatten, sind eingetragen.

Tabelle I A.

— 2° C. Reizung nach einer Stunde.

Datum.	Belichtungs-zeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
15 I '13	300″	20	7	35
15 I '13	360″	20	8	40
16 I '13		20	8	
16 I '13	400″	20	10	50
		20	10	
		20	10	
15 I '13	420″	20	11	55
16 I '13		20	11	
16 I '13		20	11	
15 I '13	540″	20	14	70

P. Z. : 400″. L. : 0,5 M. K. E. : 200 M. K. S.

Tabelle I B.

— 2° C. Reizung nach 2 Stunden.

Datum.	Belichtungs-zeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
17 I '13	300″	20	5	25
	360″	20	8	40
	400″	20	10	50
	400″	20	10	
	420″	20	11	55
	480″	20	13	65
	600″	20	17	85

P. Z. : 400″. L. : 0,5 M. K. E. : 200 M. K. S.

Tabelle II A.

0° C. Nach einer Stunde im schmelzenden Schnee.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
3 II '12	180″	20	7	37
5 II '12		20	7	
7 II '12		20	8	
7 II '12	200″	20	10	50
		20	10	
		20	10	
7 II '12	220″	20	12	60
		20	12	
		20	12	
5 II '12	240″	20	12	62,5
7 II '12		20	13	
3 II '12	300″	20	15	72,5
5 II '12		20	14	

P. Z. : 200″. L. : 0,8 M. K. E. : 160 M. K. S.

Tabelle II B.

0° C. Nach einer Stunde im Thermostat mit Eis,

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
27 II '12	120″	20	6	30
	180″	20	8	40
	180″	20	8	
	200″	20	10	50
		20	10	
		20	10	
	220″	20	12	60
		20	12	
	240″	20	13	65
	300″	20	15	75

P. Z. : 200″. L. : 0,8 M. K. E. : 160 M. K. S.

Tabelle II C.

0° C. Nach zwei Stunden bei 0°.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
27 II '12	120″	20	6	30
	180″	20	8	40
	200″	20	10	50
		20	10	
	220″	20	12	60
		20	12	
	240″	20	13	65

P. Z. : 200″. L. : 0,8 M. K. E. : 160 M. K. S.

Tabelle II D.

0° C. Nach 4 Stunden bei 0°.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
6 III '12	120″	20	6	30
	180″	20	8	40
		20	8	
	200″	20	10	50
		20	10	
	220″	20	12	60
	240″	20	14	70

P. Z. : 200″. L. : 0,8 M. K. E. : 160 M. K. S.

Tabelle II E.

0° C. Nach 6 Stunden bei 0°.

Datum.	Belichtungs-zeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
17 III '12	180″	20	6	30
	200″	20	10	50
		20	10	
	240″	20	13	65

P. Z. : 200″. L. : 0,8 M. K. E. : 160 M. K. S.

Tabelle III A.

5° C. Nach einer Stunde bei 5°.

Datum.	Belichtungs-zeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
24 II '12	60″	20	5	25
26 II '12	80″	20	8	43
26 II '12		20	9	
24 II '12		20	9	
24 II '12	85″	20	10	50
		20	10	
26 II '12		20	10	
		20	10	
		20	10	
24 II '12	90″	20	12	58
26 II '12		20	11	
26 II '12		20	12	
24 II '12	110″	20	15	75

P. Z. : 85″. L. : 0,83 M. K. E. : 70,5 M. K. S.

Tabelle III B.

5° C. Nach 2 Stunden bei 5°.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
27 II '12	60″	20	5	25
	80″	20	8	40
		20	8	
	85″	20	10	50
		20	10	
		20	10	
	90″	20	12	60
		20	12	
	110″	20	15	75

P. Z. : 85″. L. : 0,83 M. K. E. : 70,5 M. K. S.

Tabelle III C.

5° C. Nach 4 Stunden bei 5°.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
28 II '12	80″	20	8	40
	85″	20	10	50
		20	10	
		20	10	
	90″	20	12	60

P. Z. : 85″. L. : 0,83 M. K. E. : 70,5 M. K. S.

Tabelle III D.

5° C. Nach 6 Stunden bei 5°.

Datum.	Belichtungs-zeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
28 II '12	80″	20	8	40
	85″	20	10	50
		20	10	
	90″	20	12	60

P. Z. : 85″. L. : 0,83 M. K. E. : 70,5 M. K. S.

Tabelle IV A.

10° C. Nach einer Stunde bei 10°.

Datum.	Belichtungs-zeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
19 II '12	40″	20	6	30
20 II '12	55″	20	8	40
20 II '12		20	8	
21 II '12		20	8	
22 II '12	58″	20	9	45
19 II '12	60″	20	10	50
20 II '12		20	10	
21 II '12		20	10	
22 II '12		20	10	
19 II '12	62″	20	11	55
19 II '12	65″	20	13	65
20 II '12		20	13	
21 II '12		20	13	

P. Z. : 60″. L. : 0,875 M. K. E. : 52,5 M. K. S.

Tabelle IV B.

10° C. Nach 2 Stunden bei 10°.

Datum.	Belichtungs-zeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
29 II '12	50″	20	7	35
	60″	20	10	50
		16	8	
		20	10	
	65″	20	12	60
	70″	20	14	70

P. Z. : 60″. L. : 0,875 M. K. E. : 52,5 M. K. S.

Tabelle IV C.

10° C. Nach 4 Stunden bei 10°.

Datum.	Belichtungs-zeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
29 II '12	50″	20	8	40
	60″	20	10	50
	60″	20	10	
	70″	20	15	65

P. Z. : 60″. L. : 0,875 M. K. E. : 52,5 M. K. S.

Tabelle IV D.

10° C. Nach 6 Stunden bei 10°.

Datum.	Belichtungs-zeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
29 II '12	50″	20	8	40
	60″	20	10	50
		20	10	
	70″	20	13	65

P. Z. : 60″. L. : 0,875 M. K. E. : 52,5 M. K. S.

Tabelle V A.

15° C. Nach einer Stunde bei 15°.

Datum.	Belichtungs-zeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen
31 I '12	26″	20	8	40
1 II '12		20	8	
2 II '12		20	8	
31 I '12	27″	20	9	45
1 II '12		20	9	
2 II '12		20	9	
31 I '12	28″	20	10	50
2 II '12		20	11	
2 II '12		20	10	
16 II '12		20	9	
31 I '12	29″	20	11	55
16 II '12		20	11	
16 II '12		20	11	
30 I '12	35″	20	16	80

P. Z. : 28″. L. : 0,875 M. K. E. : 24,5 M. K. S.

Tabelle V B.

15° C. Nach 2 Stunden bei 15°.

Datum.	Belichtungs-zeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen
16 II '12	28″	20	10	50
		20	10	
		20	10	

P. Z. : 28″. L. : 0,875 M. K. E. : 24,5 M. K. S.

Tabelle V C.

15° C. Nach 4 Stunden bei 15°.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
17 II '12	26″	20	9	45
		20	9	
	28″	20	10	50
		18	9	
		20	10	
	30″	20	11	55
		20	11	

P. Z. : 28″. L. : 0,875 M. K. E. : 24,5 M. K. S.

Tabelle V D.

15° C. Nach 6 Stunden bei 15°.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
17 II '12	26″	20	9	45
	28″	20	10	50
	30″	20	11	55

P. Z. : 28″. L. : 0,875 M. K. E. : 24,5 M. K. S.

Tabelle V E.

15° C. Nach 18 Stunden bei 15°.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
16 II '12	25″	20	7	35
	28″	20	10	50
		20	10	
	30″	20	12	60

P. Z. : 28″. L. : 0,875 M. K. E. : 24,5 M. K. S.

Tabelle V F.

15° C. Nach 48 Stunden bei 15°.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
19 II '12	28″	20	10	50
		20	10	
		20	10	

P. Z. : 28″. L. : 0,875 M. K. E. : 24,5 M. K. S.

Tabelle VI A.

20° C. Nach einer Stunde bei 20°.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
13 X '11	18″	20	8	40
		20	8	
14 X '11	19″	16	8	45
		20	8	
16 X '11	20″	24	12	50
28 X '11		20	10	
28 X '11		20	10	
28 X '11		20	10	
17 X '11	21″	20	12	58
		20	11	
		20	12	
18 X '11	22″	20	13	62
		24	14	

P. Z. : 20″. L. : 1 M. K. E. : 20 M. K. S.

Tabelle VI B.

20° C. Nach 2 Stunden bei 20°.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
19 X '11	18″	20	8	42
		16	7	
19 X '11	19″	16	8	47
		20	9	
		20	9	
18 X '11	20″	20	10	50
18 X '11		20	10	
28 X '11		20	10	
28 X '11		20	10	
19 X '11	25″	22	15	68

P. Z. : 20″. L. : 1 M. K. E : 20 M. K. S.

Tabelle VI C.

20° C. Nach 4 Stunden bei 20°.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
29 XI '11	20″	20	10	50
		20	10	
		20	10	
		20	10	

P. Z. : 20″. L. : 1 M. K. E. : 20 M. K. S.

Tabelle VI D.

20° C. Nach 6 Stunden bei 20°.

Datum.	Belichtungs-zeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
29 XI '11	20″	20 20 20	10 10 10	50

P. Z. : 20″. L. : 1 M. K. E. : 20 M. K. S.

Tabelle VI E.

20° C. Nach 18 Stunden bei 20°.

Datum.	Belichtungs-zeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
30 XI '11	20″	20 20 20	10 10 10	50

P. Z. : 20″. L. : 1 M. K. E : 20 M. K. S.

Tabelle VII A.

25° C. Nach einer Stunde langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
12 XII '11	6″	20	6	30
12 XII '11	8″	20	8	40
		25	10	
1 XII '11	9″	20	10	48
1 XII '11		18	8	
2 XII '11		16	8	
2 XII '11		20	10	
7 XII '11		20	10	
9 XII '11		20	9	
30 XI '11	10″	20	11	52
1 XII '11		20	10	
8 XII '11		25	14	
8 XII '11		20	14	
8 XII '11	11″	20	12	57
2 XII '11		18	10	
7 XII '11		18	10	
30 XI '11	15″	15	10	67

P. Z. : 9,5″. L. : 1 M. K. E. : 9,5 M. K. S.

Tabelle VII B.

25° C. Nach 2 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen
9 XII '11	9″	20	9	45
		20	9	
	10″	20	11	55
		20	11	

P. Z. : 9.5″. L. : 1 M K. E. : 9,5 M. K. S.

Tabelle VII C.

25° C. Nach 4 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
11 XII '11	9″	20	9	45
		20	9	
	10″	20	11	55
		20	11	

P. Z. : 9,5″. L. : 1 M. K. E. : 9,5 M. K. S.

Tabelle VII D.

25° C. Nach 6 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
11 XII '11	9″	20	9	45
		20	9	
	10″	20	11	55
		20	11	

P. Z. : 9,5″. L. : 1 M. K. E. : 9,5 M. K. S.

Tabelle VII E.

25° C. Nach 18 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
8 XII '11	9″	20	9	45
		20	9	
7 XII '11	10″	20	10	55
		20	11	
		20	12	
		20	10	
8 XII '11	11″	20	12	60

P. Z. : 9,5″. L. : 1 M. K. E. : 9,5 M. K. S.

Tabelle VIII A.

27,5° C. Nach einer Stunde langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
9 III '12	5″	20	4	20
8 III '12	9″	25	10	40
9 III '12	11″	20	9	45
		20	9	
9 III '12	12″	20	11	55
11 III '12		18	9	
11 III '12		20	12	
8 III '12	20″	20	15	75

P. Z. : 11,5″. L. : 0,8 M. K. E. : 9,2 M. K. S.

Tabelle VIII B.

27,5° C. Nach 2 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
12 III '12	7″	20	8	40
13 III '12		20	8	
11 III '12	8″	20	9	45
12 III '12	9″	20	10	50
12 III '12		20	10	
13 III '12		16	8	
13 III '12		20	10	
13 III '12		20	10	
11 III '12	11″	16	10	58
12 III '12		20	12	
13 III '12		20	11	
13 III '12		20	11	
13 III '12	20″	20	16	80

P. Z. : 9″. L. : 0,8 M. K. E. : 7,2 M. K. S.

Tabelle VIII C.

27,5° C. Nach 4 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
14 III '12	5″	20	8	40
		20	8	
	7″	20	10	50
		18	9	
		20	10	
	9″	20	12	57,5
		20	11	

P. Z. : 7″. L. : 0,8 M. K. E. : 5,6 M. K. S.

Tabelle VIII D.

27,5° C. Nach 6 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
16 III '12	3″	20	6	30
16 III '12	5″	20	9	43
		20	8	
		20	9	
15 III '12	6″	20	10	50
16 III '12		20	10	
16 III '12		20	10	
15. III '12	9″	20	12	60
15 III '12	15″	20	14	70

P. Z. : 6″. L. : 0,8 M. K. E. : 4,8 M. K. S.

Tabelle VIII E.

27,5° C. Nach 12 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
15 III '12	3″	20	8	40
		20	8	
	5″	20	10	50
		20	10	
	7″	20	11	55
		20	11	
	9″	20	12	60

P. Z. ; 5″. L. : 0,8 M. K. E. : 4 M. K. S.

Tabelle VIII F.

27,5° C. Nach 18 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
2 IV '12	3″	20	8	40
3 IV '12		20	8	
2 IV '12	5″	20	10	50
3 IV '12		20	10	
3 IV '12		20	10	
2 IV '12	7″	20	11	55
3 IV '12		20	11	
2 IV '12	9″	20	12	60

P. Z. : 5″. L. : 0,8 M. K. E. : 4 M. K. S.

Tabelle IX A.

30° C. Nach einer Stunde langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungs-zeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
18 XII '12	5″	20	6	30
18 XII '12	6″	20	8	40
21 XII '12		20	8	
20 XII '11	7″	20	9	45
21 XII '11		20	9	
21 XII '11	8″	20	10	50
22 XII '11		20	10	
16 XII '11		20	10	
18 XII '11	9″	20	11	55
18 XII '11	15″	20	15	75

P. Z. : 8″ L. : 1 M. K. E. : 8 M. K. S.

Tabelle IX B.

30° C. Nach 2 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungs-zeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
16 I '12	4″	20	8	40
17 I '12		20	8	
16 I '12	5″	20	9	45
17 I '12		20	9	
16 I '12	6″	20	11	50
17 I '12		20	10	
17 I '12		20	10	
19 I '12		20	9	
16 I '12	7″	20	11	55
18 I '12		20	11	
16 I '12	8″	20	13	65

P. Z. : 6″. L. : 1 M. K. E. : 6 M. K. S.

Tabelle IX C.

30° C. Nach 4 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
17 I '12	2″	20	7	35
17 I '12	3″	20	8	40
		20	8	
17 I '12	4″	20	10	50
19 I '12		20	10	
19 I '12		20	9	
21 I '12		20	10	
21 I '12		20	11	
17 I '12	5″	20	11	55
19 I '12		20	11	
21 I '12		20	11	
17 I '12	6″	20	12	60
17 I '12	7″	20	13	65

P, Z. : 4″. L. : 1 M. K. E. : 4 M. K. S.

Tabelle IX D.

30° C. Nach 6 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
20 I '12	1″	20	7	35
19 I '12	2″	20	8	40
20 I '12		20	8	
19 I '12	3″	20	10	50
20 I '12		20	10	
20 I '12		20	10	
19 I '12	4″	20	11	55
20 I '12		20	11	
20 I '12		20	11	
19 I '12	5″	20	12	60
19 I '12	6″	20	13	65

P. Z. : 3″. L. : 1 M. K. E. : 3 M. K. S.

Tabelle IX E.

30° C. Nach 12 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
23 I '12	1″	20	9	42
		20	8	
		20	8	
	2″	20	10	50
		20	10	
		20	10	
	3″	20	11	57.5
		20	12	

P. Z. : 2″. L. : 1 M. K. E. : 2 M. K. S.

Tabelle IX F.

30° C. Nach 24 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
25 I '12	1″	20	9	40
		20	8	
		20	7	
	2″	20	10	50
		20	10	
		20	10	
	3″	20	11	57
		20	11	
		20	12	

P. Z. : 2″. L. : 1 M. K. E. : 2 M. K. S.

Tabelle IX G.

30° C. Nach 48 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungs-zeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
	1″	20	8	40
26 I '12	2″	20	10	50
		20	10	
		20	10	
	3″	20	11	55

P. Z. : 2″. L. : 1 M. K. E. : 2 M. K. S.

Tabelle X A.

31° C. Nach einer Stunde langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungs-zeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
29 III '12	6″	20	7	35
29 III '12	8″	20	8	40
29 III '12	10″	20	10	50
29 III '12		20	10	
30 III '12		20	10	
30 III '12	12″	20	11	55
		20	11	
30 III '12	15″	20	13	65

P. Z. : 10″. L. : 0,8 M. K. E. : 8 M. K. S.

Tabelle X B.

31° C. Nach 2 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
	6″	20	7	35
25 III '12	8″	20	8	40
		20	8	
	10″	20	10	50
		20	10	
		20	10	
	12″	20	11	55
		20	11	
	15″	20	13	65

P. Z. : 10″. L. : 0,8 M. K. E. : 8 M. K. S.

Tabelle X C.

31° C. Nach 4 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
28 III '12	8″	20	8	42,5
		20	9	
27 III '12	10″	20	10	50
28 III '12		20	10	
28 III '12		20	10	
27 III '12	12″	20	11	55
28 III '12		20	11	
27 III '12	15″	20	13	65

P. Z. : 10″. L. : 0,8 M. K. E. : 8 M. K. S.

Tabelle X D.

31° C. Nach 6 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
29 III '12	6″	20	8	40
	8″	20	9	45
	10″	20	10	50
		20	10	
	12″	20	11	55
	15″	20	13	65

P. Z. : 10″. L. : 0,8 M. K. E. : 8 M. K. S.

Tabelle X E.

31° C. Nach 18 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
28 III '12	8″	20	9	45
	10″	20	10	50
		20	10	
	12″	20	11	55

P. Z. : 10″. L. : 0,8 M. K. E. : 8 M. K. S.

Tabelle XI A.

3 2,5° C. Nach einer Stunde langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
16 III '12	7″	20	6	30
16 III '12	10″	20	8	40
16 III '12	11″	20	9	45
18 III '12		20	9	
16 III '12	12″	20	11	55
18 III '12		20	11	
18 III '12		20	11	
18 III '12	20″	20	13	65

P. Z. : 11,5″. L. : 0,8 M. K. E. : 9,2 M. K. S.

Tabelle XI B.

3 2,5 C. Nach 2 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
18 III '12	9″	20	6	30
19 III '12	12″	20	8	40
19 III '12	13″	20	9	45
		20	9	
18 III '12	15″	20	10	50
19 III '12		20	10	
19 III '12		16	8	
19 III '12		20	10	
19 III '12	17″	20	11	55
		20	11	
19 III '12	30″	20	17	85

P. Z. : 15″. L, : 0,8 M. K. E. : 12 M. K. S.

Tabelle XI C.

32,5° C. Nach 4 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungs-zeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen:	Proz. gekr. Pflanzen.
20 III '12	9″	20	8	40
20 III '12	15″	20	9	45
		20	9	
21 III '12	17″	16	8	50
21 III '12		20	10	
20 III '12		20	10	
20 III '12		20	10	
21 III '12	18″	20	11	55
		20	11	
20 III '12	20″	20	12	60

P. Z. : 17″. L. : 0,8 M. K. E. : 13,6 M. K. S.

Tabelle XI D.

32,5° C. Nach 6 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungs-zeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
25 III '12	12″	20	8	40
25 III '12	15″	20	9	45
25 III '12	18″	20	10	50
23 III '12		20	10	
23 III '12		20	10	
23 III '12	20″	20	11	55
25 III '12		20	11	
25 III '12	25″	20	13	65

P. Z. : 18″. L. : 0,8 M. K. E. : 14,4 M. K. S.

Tabelle XI E.

32,5° C. Nach 18 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
23 III '12	15″	20	9	45
	18″	20	10	50
		20	10	
		20	10	
	20″	20	11	55
		20	11	

P. Z. : 18″, L. : 0,8 M. K. E. : 14,4 M. K. S.

Tabelle XII A.

35° C. Nach einer Stunde langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
21 XI '11	8″	32	11	35
14 XI '11	9″	20	8	42,5
		20	9	
23 X '11	10″	24	14	50
25 X '11		18	9	
11 X '11		18	9	
11 X '11		20	10	
11 X '11		20	10	
21 XI '11	11″	20	11	55
		20	11	
24 X '11	15″	20	13	65

P. Z, : 10″. L. : 1 M. K. E. : 10 M. K. S.

Tabelle XII B.

35° C. Nach 2 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
20 XI '11	13″	20	7	35
20 XI '11	14″	20	9	45
		20	9	
26 X '11	15″	20	10	50
20 XI '11		24	12	
20 XI '11		20	10	
6 XI '11	16″	20	11	55
20 XI '11		20	11	
25 X '11	20″	20	13	65

P. Z. : 15″. L. : 1 M. K. E. : 15 M. K. S.

Tabelle XII C.

35° C, Nach 4 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
15 XI '11	17″	14	6	40
		16	6	
9 XI '11	19″	20	10	45
9 XI '11		20	9	
13 XI '11		20	8	
13 XI '11		20	9	
1 XI '11	20″	20	10	50
		14	7	
		20	10	
		20	10	
10 XI '11	21″	20	12	60
		20	12	
		20	12	

P. Z. : 20″. L. : 1 M. K. E. : 20 M. K. S.

Tabelle XII D.

35° C. Nach 6 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
24 XI '11	20″	20	8	40
		20	8	
24 XI '11	21″	20	9	45
		20	9	
24 XI '11	22″	20	10	50
		20	10	
		14	7	
		20	10	
28 XI '11	23″	20	12	60
		20	12	
		20	12	

P. Z. : 22″. L. : 1 M. K. E. : 22 M. K. S.

Tabelle XII E.

35° C. Nach 12 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen
24 XI '11	24″	20	9	42
		20	8	
		20	8	
23 XI '11	25″	20	10	50
24 XI '11		20	10	
		20	10	
		20	10	
23 XI '11	26″	20	12	60
		20	12	

P. Z. : 25″. L. : 1 M. K. E. : 25 M. K. S.

Tabelle XII F.

35 C. Nach 18 Stunden langem Vorwärmen.

Datum,	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
20 XI '11	24″	16	7	40,5
		16	6	
25 X '11	25″	15	7	44
		12	5	
27 X '11	26″	25	13	50
14 XI '11		20	10	
14 XI '11		20	10	
14 XI '11	27″	20	11	55
11 XI '11		20	11	
11 XI '11		20	11	
1 XI '11	28″	28	15	60
15 XI '11		18	15	

P. Z. : 26″. L. : 1 M. K. E. : 26 M. K. S.

Tabelle XII G.

35 C. Nach 24 Stunden langem Vorwärmen,

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
17 XI '11	25″	24	10	43
		24	11	
	26″	20	10	50
		16	8	
16 XI '11		20	10	
16 XI '11	27″	14	8	56
		18	10	
16 XI '11	28″	15	10	68
		20	14	

P. Z. : 26″. L. : 1 M. K. E. : 26 M. K. S.

Tabelle XII H.

35° C. Nach 48 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
13 XI '11	26″	12	6	50
		20	10	
		20	10	
		20	10	

P. Z. : 26″. L. : 1 M. K. E. : 26 M. K. S.

Tabelle XIII A.

37° C. Nach einer Stunde langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
29 IV '12	40″	20	8	40
		20	8	
29 IV '12	45″	20	9	45
30 IV '12		20	9	
1 V '12		20	9	
27 IV '12	50″	20	10	50
29 IV '12		16	8	
30 IV '12		20	10	
30 IV '12		20	10	
1 V '12		20	10	
29 IV '12	55″	20	11	55
30 IV '12		20	11	
27 IV '12	60″	20	12	60

P. Z. : 50″. L. : 0,8 M. K. E. : 40 M. K. S.

Tabelle XIII B.

37° C. Nach 2 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
4 V '12	65″	20	7	35
3 V '12	70″	20	9	45
4 V i12		20	9	
4 V '12		20	9	
3 V '12	80″	20	10	50
4 V '12		20	10	
4 V '12		20	10	
4 V '12		20	10	
3 V '12	90″	20	12	60
4 V '12		20	12	

P. Z. : 80″. L. : 0,8 M. K. E. : 64 M. K. S.

Tabelle XIII C.

37° C. Nach 4 Stunden langem Vorwärmen,

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
6 V '12	90″	20	9	45
7 V '12		20	9	
6 V '12	100″	20	10	50
7 V '12		20	10	
7 V '12		20	10	
7 V '12		18	9	
7 V '12		20	10	
6 V '12	110″	20	11	55
7 V '12		20	11	
6 V '12	120″	20	12	60

P. Z. : 100″. L. : 0,8 M. K. E. : 80 M. K. S,

Tabelle XIII D.

37° C. Nach 6 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
8 V '12	100″	20	8	40
10 V '12		20	8	
8 V '12	110″	20	10	50
10 V '12		20	10	
10 V '12		20	10	
10 V '12		20	10	
8 V '12	120″	20	11	55
10 V '12		20	11	
8 V '12	130″	20	13	65

P. Z. : 110″. L. : 0,8 M. K. E. : 88 M. K. S.

Tabelle XIII E.

37° C. Nach 18 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
10 V '12	90″	20	6	30
	100″	20	8	40
	110″	20	9	45
		20	9	
	120″	20	11	55
		20	11	
	130″	20	13	65
	140″	20	14	70

P. Z. : 115″. L. : 0,8 M. K. E. : 92 M. K. S.

Tabelle XIII F.

37° C. Nach 24 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
11 V '12	100″	20	8	40
	115″	20	10	50
		20	10	
		20	10	
	120″	20	11	55
	130″	20	13	65

P. Z. : 115″. L. : 0,8 M. K. E. : 92 M. K. S.

Tabelle XIV A.

37,5° C. Nach einer Stunde langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
8 VI '12	40″	20	8	40
10 VI '12		20	8	
8 VI '12	50″	20	9	45
8 VI '12	60″	20	10	50
10 VI '12		20	10	
10 VI '12		20	10	
8 VI '12	70″	20	11	55
8 VI '12	80″	20	12	60
10 VI '12		20	12	

P. Z. : 60″. L. : 0,8 M. K. E. : 48 M. K. S.

Tabelle XIV B.

37,5° C. Nach 2 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
11 VI '12	60″	20	7	35
10 VI '12	80″	20	9	45
11 VI '12		20	9	
11 VI '12		20	9	
10 VI '12	90″	20	10	50
10 VI '12		20	10	
11 VI '12		20	10	
11 VI '12		20	10	
10 VI '12	100″	20	11	57
11 VI '12		20	12	
11 VI '12		20	11	
10 VI '12	120″	20	14	70

P. Z. : 90″. L. : 0,8 M. K. E. : 7 2 M. K. S.

Tabelle XIV C.

37,5° C. Nach 4 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
11 VI '12	80″	20	8	40
11 VI '12	100″	20	9	45
11 VI '12	130″	20	10	50
12 VI '12		20	10	
12 VI '12		20	10	
11 VI '12	140″	20	11	55
12 VI '12	160″	20	12	60

P. Z. : 130″. L. : 0,8 M. K. E. : 1 0 4 M. K. S.

Tabelle XIV D.

37,5° C. Nach 6 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
11 VI '12	120″	20	8	40
12 VI '12		20	8	
11 VI '12	150″	20	10	50
12 VI '12		20	10	
12 VI '12		20	10	
11 VI '12	180″	20	12	60
12 VI '12		20	12	

P. Z. : 150″. L. : 0,8 M. K. E. : 120 M. K. S.

Tabelle XIV E.

37,5° C. Nach 18 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
14 VI '12	180″	20	8	40
14 VI '12	200″	20	9	45
13 VI '12		20	9	
14 VI '12	220″	20	10	50
14 VI '12		20	10	
14 VI '12		20	10	
13 VI '12	240″	20	12	60
13 VI '12	250″	20	13	65

P. Z. : 220″. L. : 0,8 M. K. E. : 176 M. K. S.

Tabelle XIV F.

37,5° C. Nach 24 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
13 VI '12	200″	20	8	40
14 VI '12		20	8	
13 VI '12	220″	20	9	45
13 VI '12	230″	20	10	50
14 VI '12		20	10	
14 VI '12		20	10	
14 VI '12	260″	20	12	60
		20	12	

P. Z. : 230″. L. : 0,8 M. K. E. : 184 M. K. S.

Tabelle XIV G.

37,5 C. Nach 48 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
	200″	20	8	40
		20	8	
19 VI '12	230″	20	10	50
		20	10	
		20	10	
	260″	20	12	60
		20	12	

P. Z. : 230″. L. : 0,8 M. K. E. : 184 M. K. S.

Tabelle XV A.

38° C. Nach einer Stunde langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
13 V '12	60″	20	8	40
15 V '12		20	8	
15 V '12	65″	20	9	45
15 V '12		20	9	
13 V '12	70″	20	10	50
14 V '12		20	10	
14 V '12		20	10	
15 V '12		20	10	
15 V '12		20	10	
14 V '12	75″	20	11	55
15 V '12		20	11	
13 V '12	80″	20	12	60
14 V '12		20	12	

P. Z. : 70″. L. : 0,8 M. K. E. : 5 6 M. K. S.

Tabelle XV B.

38 C. Nach zwei Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
17 V '12	90″	20	8	40
20 V '12		20	8	
17 V '12	100″	20	9	45
20 V '12		20	9	
20 V '12		20	9	
17 V '12	110″	20	12	55
17 V '12		20	10	
20 V '12		20	11	
17 V '12	120″	20	12	60

P. Z. : 105″. L. : 0,8 M. K. E. : 8 4 M. K. S.

Tabelle XV C.

38° C. Nach 4 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
20 V '12	140″	20	8	40
20 V '12	150″	20	9	45
21 V '12		20	9	
21 V '12		20	9	
20 V '12	160″	20	10	50
21 V '12		20	10	
21 V '12		20	10	
20 V '12	180″	20	12	60
21 V '12		20	12	
21 V '12		20	12	

P. Z. : 160″. L. : 0,8 M. K. E. : 128 M. K. S.

Tabelle XV D.

38° C. Nach 6 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
22 V '12	180″	20	9	45
23 V '12		20	9	
22 V '12	200″	20	10	50
23 V '12		20	10	
23 V '12		20	10	
22 V '12	220″	20	11	55
23 V '12		20	11	
23 V '12		20	11	
22 V '12	240″	20	13	65
23 V '12		20	13	

P. Z. : 200″. L. : 0,8 M. K. E. : 160 M. K. S.

Tabelle XV E.

38° C. Nach 18 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
22 V '12	300″	20	8	40
23 V '12	320″	20	9	45
22 V '12	340″	20	10	50
23 V '12		20	10	
23 V '12		20	10	
23 V '12	380″	20	12	60
22 V '12	400″	20	13	65

P. Z. : 340″. L. : 0,8 M. K. E. : 272 M. K. S.

Tabelle XV F.

38° C. Nach 24 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
6 VII '12	350″	20	8	40
21 VI '12	380″	20	9	45
6 VII '12		20	9	
21 VI '12	400″	20	10	50
22 VI '12		20	10	
6 VII '12		20	10	
21 VI '12	420″	20	11	55
22 VI '12		20	11	
6 VII '12		20	11	
6 VII '12	450″	20	12	60

P. Z. : 400″. L. : 0,8 M. K. E. : 320 M. K. S.

Tabelle XVI A.

39° C. Nach einer Stunde langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
15 VI '12	120″	20	8	40
18 VI '12	135″	20	9	45
18 VI '12		20	9	
14 VI '12	150″	20	10	50
15 VI '12		20	10	
15 VI '12		20	10	
17 VI '12		20	10	
17 VI '12		20	10	
18 VI '12	165″	20	11	55
18 VI '12		20	11	
15 VI '12	180″	20	12	60

P. Z. : 150″. L. : 0,8 M. K. E. : 120 M. K. S.

Tabelle XVI B.

39° C. Nach 2 Stunden langem Vorwärmen,

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
22 VI '12	180″	20	8	40
26 VI '12		20	8	
18 VI '12	200″	20	9	45
22 VI '12		20	9	
18 VI '12	220″	20	10	50
20 VI '12		20	10	
20 VI '12		20	10	
26 VI '12		20	10	
18 VI '12	250″	20	12	60
22 VI '12		20	12	
22 VI '12		20	12	

P. Z. : 220″. L. : 0.8 M. K. E. : 176 M. K. S.

Tabelle XVI C.

39° C. Nach 4 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen,
28 VI '12	250″	20	8	40
29 VI '12		20	8	
28 VI '12	300″	20	10	50
29 VI '12		20	10	
29 VI '12		20	10	
28 VI '12	350″	20	12	60
29 VI '12		20	12	
29 VI '12		20	12	

P. Z. : 300″. L. : 0,8 M. K. E. : 240 M. K. S.

Tabelle XVI D.

15° C. Nach 6 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungszeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
4 VII '12	300″	20	8	40
3 VII '12		20	8	
3 VII '12	350″	20	10	50
4 VII '12		20	10	
4 VII '12		20	10	
3 VII '12	400″	20	12	60
4 VII '12		20	12	

P. Z. : 350″. L. : 0,8 M. K. E. : 280 M. K. S.

Tabelle XVI E.

39° C. Nach 18 Stunden langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungs-zeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
5 VII '12	500″	20	8	40
11 VII '12		20	8	
11 VII '12	600″	20	10	50
5 VII '12		20	10	
5 VII '12	650″	20	11	55
12 VII '12	700″	20	13	65
12 VII '12		20	13	

P. Z. : 500″. L, : 0,8 M. K. E. : 400 M. K. S.

Tabelle XVII.

40° C. Nach einer Stunde langem Vorwärmen.

Datum.	Belichtungs-zeit.	Zahl der Pflanzen.	Zahl der gekr. Pflanzen.	Proz. gekr. Pflanzen.
5 VII '12	1200″	20	6	30
12 VII '12	1800″	20	8	40
12 VII '12	2100″	20	10	50
12 VII '12	2400″	20	13	65
12 VII '12	2700″	20	14	70

P. Z. : 2100″. L. : 0,8 M. K. E. : 1680 M. K. S.

LITERATUR.

J. E. van Amstel, De Temperatuursinvloed op physiologische processen der alcoholgist. Dissertatie; 1912.

W. H. Arisz, On the connection between stimulus and effect in the phototropic curvatures of seedlings of Avena sativa. Proc. Royal Acad. Amsterdam 1911.

A. H. Blaauw, Die Perzeption des Lichtes. Recueil des Trav. Bot. Néerlandais, Vol. V; 1909.

F. F. Blackman, Optima and limiting factors. Annals of Botany. Vol. XIX; 1905.

C. P. Cohen Stuart, A study of temperature-coefficients and van 't Hoff's rule. Proc. Royal Acad. Amsterdam. Vol. XIV; 1912.

H. Fitting, Die Leitung tropistischer Reize in parallelotropen Pflanzenteile. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 44. 1907.

J. Kuyper, Über den Einfluss der Temperatur auf die Atmung der höheren Pflanzen. Recueil des Trav. Botan. Néerlandais Vol. VII; 1910.

K. Noack, Die Bedeutung der schiefen Lichtrichtung für die Helioperzeption parallelotroper Organe. Zeitschr. f. Botanik. Jahrg. VI 1914.

T. Nybergh, Studien über die Einwirkung der Temperatur auf die tropistische Reizbarkeit etiolierter Avena. Keimlinge. Ber. d. d. bot. Gesellsch. Bd. 30; 1912.

O. Richter, Über den Einfluss verunreinigter Luft auf Heliotropismus und Geotropismus. Sitz-ber. d. Kais. Akad. der Wiss., Wien, Math.-naturw. Kl. 1 Abt. Bd. CXV; 1906.

A. A. L. Rutgers, The influence of temperature on the geotropic presentation-time. Recueil des Trav. Botan, Néerlandais. Vol. IX; 1912.

M. S. de Vries, Die phototropische Empfindlichkeit des Segerhafers bei extremen Temperaturen. Ber. d. d. bot. Gesellsch. Bd. 31 1913.

SOMMAIRE.

Marie S. de Vries. Der Einfluss der Temperatur auf den Phototropismus. 195

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M. M.

M. W. Beyerinck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt,
Hugo de Vries, Th. Weevers et
F. A. F. C. Went.

Volume XI. Livraison 4.

Nachdruck und Uebersetzung verboten.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden,
overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

M. de Waal. — 1914. — Groningue.

RECUEIL

DES

TRAVAUX BOTANIQUES NÉERLANDAIS.

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M. M.

M. W. Beyerinck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt,
Hugo de Vries, Th. Weevers et
F. A. F. C. Went.

Volume XI. Livraison 4.

Nachdruck und Uebersetzung verboten.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden,
overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

M. de Waal. — 1914. — Groningue.

Sekretionskanäle in den Cuticularschichten der extrafloralen Nektarien

von

M. NIEUWENHUIS—von UEXKÜLL-GÜLDENBAND,
Leiden.

Von der Zeit an, dass sich die Naturforscher eingehender mit dem Bau und Zweck der zuckerabscheidenden Drüsen beschäftigten, erhob sich auch die Frage, auf welchem Wege die süss schmeckende, sich klebrig anfühlende und oft angenehm riechende Flüssigkeit, die Ruellius bereits vor 400 Jahren als Nektar bezeichnet hat, die bisweilen sehr harte Oberhaut der Drüsen passiere. Je mehr und je gründlicher die Nektarien untersucht wurden, desto mehr gewann die Überzeugung Feld, dass ihre Struktur eine sehr mannigfaltige sei und der Sekretionsmodus daher auch nicht für alle Nektarien der gleiche sein könne. Man unterschied die zuckerabscheidenden Drüsen nicht nur ihrer Stellung an der Pflanze und ihrem Zwecke nach als florale und extraflorale resp. nuptiale und extranuptiale, eine übrigens recht willkürliche Einteilung, wie ich anderenorts [1]) bereits erörtert habe, sondern auch der Struktur der Drüsenoberhaut und somit dem Sekretionsmodus nach in folg. Hauptgruppen: a. Drüsen, die nur mit permeablen Zellulosemembranen bekleidet sind, bei denen also keine Cuticularisierung dem Austritt des Sekrets

[1]) Extrafl. Zuckerausscheidungen u. Ameisenschutz. Annales du Jard. Bot. de Buitenzorg, 2e Serie Vol. VI.

im Wege steht; b. Drüsen, bei denen eine cuticularisierte Oberhaut zwar vorkommt, in der aber Stomata oder in „Saftventile" metamorphosierte Stomata den Durchtritt ermöglichen; c. Drüsen, die mit einem sehr dünnen Cuticulahäutchen bedeckt sind, bei denen jedoch zwischen diesem und den unterliegenden Zellulosemembranen keine cuticularisierten Schichten vorhanden sind und bei denen nach den Einen eine Sekretion nur durch Zerreissung dieses Cuticulahäutchens, nach den Anderen aber Dank der Permeabilität desselben möglich ist.

Während nun über diese 3 Gruppen die Meinungen der Botaniker nie sehr weit auseinander gingen, herrscht über eine vierte Gruppe, bei der die sezernierenden Zellschichten nicht nur mit der eigentlichen, dünnen Cuticula, sondern auch noch mit darunter befindlichen, mehr oder weniger stark cuticularisierten Schichten bedeckt sind, noch heutzutage grosse Meinungsverschiedenheit. Es waren hauptsächlich Physiologen, die sich mit dem Sekretionsproblem der letzteren beschäftigten und die Botaniker, welche die verschiedenen Nektarien anatomisch und biologisch untersuchen, schliessen sich bald der einen, bald der anderen Sekretionstheorie an, wenn auch häufig ohne vollständige Befriedigung.

Da wir uns hier ausschliesslich mit dieser vierten Kategorie von Nektarien zu beschäftigen haben, mögen die wichtigsten dieser bis heute gültigen Theorien hier kurz erwähnt werden.

Die älteste ist wohl die der *Collagenbildung*, d. h. Verschleimung gewisser Teile der Drüsenepidermis, zum Zweck, die Cuticula zu sprengen und so den Austritt der Zuckerlösung aus den darunterliegenden sezernierenden Zellen zu ermöglichen. Diese Collagentheorie wurde bereits vor 40—50 Jahren von Hanstein[1]) und Behrens, später auch von

[1]) Botanische Zeitung, 1868, 20. Jahrg. p.p. 774 u. 775.

Delpino[1]), Bonnier[2]) und vielen anderen als ein gebräuchlicher Modus der Sekretionsmechanik betrachtet.

Behrens[3]) unterschied an stark verdickten Aussenwänden der Nektarienepidermis 3 Schichten: 1) eine eigentliche Cuticula 2) eine quellungsfähige tangential gestreifte Schale und 3) eine jüngste, sehr zarte Verdickungshaut. Behrens und Hanstein sind nun der Meinung, dass zwar auch die kleinsten Schleimteile nicht durch die Cuticula hindurch zu diffundieren vermögen, dass dieser aber doch die Fähigkeit zukomme, Wasser einzusaugen. Hierdurch solle nun die Mittelschicht zur Quellung gebracht werden, verschleimen und schliesslich die Cuticula fortsprengen. In einigen Fällen behauptet Behrens auch eine Verschleimung der Cuticula selbst, an der Spitze sezernierender Trichomzellen, beobachtet zu haben, so beim Nektarium von Abutilon.

Pfeffer[4]) ist der erste gewesen, der die Sekretionsmechanik der Nektarien auf die osmotische Wirksamkeit der krystalloiden Substanzen zurückführte. Seine beiden Schüler Wilson[5]) und Haupt[6]) arbeiteten im Sinne der Pfefferschen Theorie weiter und gelangten zum Schluss, dass zur *Einleitung des Sekretionsprozesses* die Schaffung einer osmotisch wirksamen Substanz *ausserhalb* der Nektarienoberfläche, also *oberhalb* der Cuticula erforderlich sei. Dieser *erste* osmotische Vorgang muss von dem *zweiten*, der sich in den zuckerenthaltenden Drüsenzellen selbst

---

1) Memorie della R. Accademia delle Scienze Dell'Istituto di Bologna: Serie 4, Tomo VII, 1886.

2) Les nectaires. Annales des Sciences Naturelles; 1878, Tome VIII, p. 156.

3) Anat.-physiol. Untersuchungen der Blüthen-Nektarien. Flora 1879; p. 233.

4) Pflanzenphysiologie Bd. I. 1897.

5) The cause of the Excretion of Water on the Surface of Nectaries. Unters. aus dem bot. Inst. zu Tübingen. 1 Bd. Leipzig 1884.

6) Zur Sekretionsmechanik der extrafl. Nektarien. Flora 1902, Bd. 90.

abspielt, völlig getrennt werden. Dass nun in letzteren osmotische Arbeit und Druck zustandekommen, ist ja leicht verständlich, da der in den Nektarienzellen erwiesenermassen befindliche Zucker aus den unterliegenden Zellen Wasser anzieht, dessen Zufuhr ausserdem meist durch zum Nektarium hinführende Gefässe erleichtert wird; ganz anders verhält es sich jedoch mit dem ersten, einleitenden osmotischen Prozess, weil es einfach unerklärlich ist, wie und woher die osmotisch wirksame Substanz, sei sie nun Zucker oder etwas anderes, *ausserhalb* der das Nektarium umschliessenden, oft äusserst dicken Oberhaut beschafft werden könne. Dass auch Wilson[1]) über diesen schwierigen Punkt nicht im Klaren ist, geht aus folgenden Worten hervor: „ . . . the current from the interior to the exterior is the result of Osmose, caused by the existence of a solution on the surface of the membrane or nectary of a different quality from that existing in the interior. How this fluid takes its place on the surface of the nectary is not wholly clear in all cases."

In manchen Fällen glaubt Wilson eine Desorganisation der obersten Schichten der Epidermiszellen annehmen zu müssen; diese Metamorphose verursacht einen Strom, der die aufliegende Cuticula schliesslich zum Platzen bringt „and gives the first impetus through osmotic action to the current which flows from the parenchyma of the nectary to its surface."

Ähnlich, wenn auch weniger deutlich, äussert sich Haupt[2]) über diesen schwierigen Punkt. Nach ihm sind es das eine Mal „bestimmte Zellgruppen" im Nektarium, welche die osmotisch wirksamen Substanzen absondern, resp. sich in solche umwandeln, das andere Mal findet eine Umwandlung der Cellulosewand (also an der Spitze

[1]) l. c. p. 5.
[2]) l. c. p. 14.

der sezernierenden Zelle) direkt in Zucker statt, oder auch nur eine Verschleimung dieser Wand; auch soll eine Degeneration der Cuticula selbst vorkommen können [1]), „In einigen Fällen mag hierbei die Umwandlung der Cellulosewand direkt in Zucker erfolgen, in anderen verschleimt die Wand nur; jedenfalls dürfte die Bedeutung der Degeneration der Cuticula weniger in der Gewinnung des auch schon vorher stets im Nektariumgewebe nachweisbaren Zuckers liegen, als vielmehr in der Erleichterung der Sekretion, da wo sich die Cuticula als impermeabel erweist."

In dem einen Punkt sind also Wilson und Haupt einig, dass die Schaffung der zur Einleitung der Sekretion notwendigen osmotisch wirksamen Substanzen auf Metamorphose oder Degeneration der das Nektarium bedeckenden Epidermisschichten beruht. In so weit weichen diese beiden Autoren jedoch von einander ab, als Wilson der Ansicht ist, dass der Nektar die Cuticula niemals ohne Zerreissung derselben passieren könne, während Haupt mit Pfeffer eine mehr oder weniger starke Permeabilität der Cuticula für Wasser und darin gelöste Substanzen annimmt.

Gegen obige Theorie der Pfefferschen Schule lassen sich sehr berechtigte Einwände erheben. Wenn die Schaffung der osmotisch wirksamen Substanzen in der Tat nur durch Desorganisation gewisser Oberhautzellen, ja sogar mechanische Vernichtung der das Nektarium deckenden Cuticula möglich ist, so ist ja der dem Austritt des Sekrets im Wege stehende Widerstand ohnedies gebrochen und der in den Drüsenzellen befindliche Nektar kann frei nach aussen sezernieren. Die Metamorphose der Cuticularschichten in osmotisch wirksame Substanzen würde dann also genau den gleichen Zweck wie die oben erwähnte Collagen-

---

[1]) l. c. p. 38.

bildung erfüllen. Ist die Cuticula einmal gesprengt, so wird die Zuckerlösung infolge der Osmose in den Drüsenzellen und des Turgors in der Pflanze eben dahin strömen, wo der Widerstand am geringsten ist, also nach aussen.

Gegen die Theorie spricht ferner, dass eine Metamorphose der Cuticularschichten, sei diese auch nur lokal, eine mehr oder weniger starke Zerstörung der oft sehr kompliziert gebauten Nektarien bedeutet; denn untersucht man z. B. in den Tropen extraflorale Nektarien mit Rissen in der Cuticula, so findet man meistens an den Wundstellen Bakterien oder Pilzkolonien, oder das ganze sezernierende Gewebe ist von Tieren angefressen, deren Mundwerkzeuge nicht kräftig genug sind, um eine normale unbeschädigte Cuticula zu durchbrechen. Die Lebensdauer eines Nektariums würde auch durch eine ganz lokale Desorganisation der Cuticularschichten schwer beeinträchtigt werden, was, welche biologische Funktion den Nektarien auch zukommen möge, sehr unzweckmässig wäre. Nun soll in manchen Fällen allerdings eine Regeneration der Oberhautschichten stattfinden, was ja wohl möglich ist, aber Regel ist sie nicht, auch müsste sie ja eine Unterbrechung der Zuckerabscheidung zur Folge haben, was meiner Beobachtung, dass dasselbe Nektarium viele Tage hintereinander ununterbrochen und gleichmässig sezerniert (abgesehen natürlich von Veränderungen der äusseren Umstände) durchaus nicht entspricht.

Während eines 8 Monate dauernden Aufenthalts in *Buitenzorg* auf Java hatte ich mir zur Aufgabe gestellt, bei meinen täglichen Besuchen im botanischen Garten stets auch das Verhalten desselben Stocks einer Art mit extrafloralen Nektarien zu beobachten; dabei behielt ich oft auch ein und dasselbe Nektarium, von einem frühen Entwicklungsstadium bis zu seinem völligen Verfall, im Auge. Sehr bald zeigte es sich, dass, wenigstens für die grosse Menge der Nektarien mit dicken Cuticularschichten, deren

Oberfläche oft dunkel mahagonifarbig und glänzend erscheint und sich sehr hart anfühlt, keine einzige der eingangs angeführten Arten der Sekretionsmechanik zutreffend war. Die Nektarien trugen keine Spaltöffnungen, die Cuticula wurde nicht abgesprengt, weder durch Nektaranhäufung noch durch Collagenbildung, und auch die Pfeffersche Theorie fand keine Bestätigung — sämtliche Cuticularschichten erwiesen sich sowohl makro- als mikroskopisch als unverletzt. Damals bereits kam die Vermutung in mir auf, dass sich vielleicht Poren, Kanäle oder Bahnen irgend welcher Art in den Cuticularschichten befinden könnten, zum Zwecke, den infolge der Turgorwirkung und osmotischen Arbeit in den sezernierenden Zellen angesammelten Wasserüberschuss schnell und gleichmässig durch die äusserst dicken, mit Cutin imprägnierten Schichten und die Cuticula selbst nach aussen zu befördern.

Anatomische Untersuchungen, die ich später in Europa an mitgebrachtem Alkoholmaterial vornahm, ergaben jedoch vorläufig kein Resultat; es glückte mir nicht, irgend welche Sekretionsbahnen zu entdecken. Wenn es mir jetzt, 12 Jahre später, doch noch gelungen ist, meine damalige Vermutung in so befriedigender Weise bestätigt zu sehen, so danke ich dies grösstenteils der vorzüglichen technischen Hilfe und reichen Kenntnis des Herrn Professors Dr. J. Boeke, in dessen ausgezeichnet ausgestattetem anatomischem Institut ich für meine Untersuchungen eine weitgehende Gastfreundschaft genossen habe. Ich bin ihm denn auch für letztere zu grossem Dank verpflichtet und fühle mich überdies zur Bemerkung gedrungen, dass an der Entdeckung der erwähnten Sekretionswege auch Prof. Boeke ein wesentlicher Anteil zukommt.

Material und Methode.

Anfangs benutzte ich Material, das ich, wie erwähnt, während meines Aufenthalts auf Java selbst gesammelt

und ohne vorhergehende Fixierung in Alkohol bewahrt hatte. Beim Schneiden in Paraffin erwies sich dieses Material allerdings als spröde, auch war es für Farbstoffe schwer durchdringbar, im ganzen war es aber trotz des langjährigen Liegens durchaus brauchbar und liessen sich die Sekretionswege an ihm deutlich genug konstatieren. Sicherheitshalber liess ich jedoch vor Abschluss der Untersuchung neues Material aus Indien kommen, das Dr. J. J. Smith in *Buitenzorg* in freundlichster Weise für mich gesammelt und fixiert hatte. In diesem neuen Material befanden sich nicht nur alle früher von mir untersuchten Arten, sondern auch verschiedene neue, von denen einige für die Lösung unserer Frage von besonderer Bedeutung waren. Für die grosse Sorgfalt, die Dr. J. J. Smith dieser Sammlung gewidmet hat, spreche ich ihm auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aus.

So weit möglich, habe ich auch frisches Material zur Untersuchung verwendet, z. B. von *Tecoma*-Arten, *Poinsettia* u. a.

Sämtliches Material wurde in Paraffin eingebettet und mit dem Mikrotom geschnitten; zur Kontrolle fertigte ich jedoch auch Handschnitte an, z. B. von frischen Nektarien oder solchen mit sehr dicken Cuticularschichten, wie man sie z. B. bei *Endospermum* findet.

Die Dicke der Mikrotomschnitte wechselte je nach Bedarf von 3—15 μ.

Nicht wenig Schwierigkeiten bereiteten die Färbmethoden.

Anfangs benutzte ich speziell für die Färbung der Cuticula geeignete Farbstoffe, wie Chlorzinkjod und Cyanin in 50 % Alkohol gelöst, in der Hoffnung, dass die Cuticularschichten und event. darin vorkommende Sekretionswege differenziert gefärbt werden würden. Meine Erwartung erfüllte sich jedoch nicht; die Cuticula färbte sich zwar leicht, aber gleichmässig, in dem Sinne, dass die oberste Schicht am dunkelsten gefärbt wurde, die darunter folgenden

stets heller, bis zur Cellulosemembran der sezernierenden Zellen; eine andere Differenzierung war jedoch nicht zu bemerken.

Auch eine grosse Anzahl von Farbstoffen, die sowohl Cuticula als Cellulosemembranen in gleicher Weise intensiv färben, wie Eosin, Methylblau, Säurefuchsin u. s. w. waren ungeeignet.

Den ersten Erfolg brachte Eisen-Haematoxylin, das gerade die Cuticularschichten farblos lässt, dagegen Cellulosemembranen und Protoplasma intensiv blau färbt. Es ist ratsam, die Schnitte 1—mehrere Tage im Farbstoff liegen zu lassen. Zu starke Färbung schadet nicht; durch Beitzung unter mikroskopischer Kontrolle können die Schnitte leicht entfärbt werden, bis die gewünschte Differenzierung erreicht worden ist. Für Dauerpräparate ist es ratsam, die Schnitte nach der Beitzung mindestens 2 Stunden lang in strömendem Wasser auszuwaschen.

Ein sehr gutes Resultat erzielte ich mit Hofmann's Violett, das gewöhnlich zur Färbung von Protoplasmaverbindungen gebraucht wird. Auch hier ist eine starke Überfärbung anzuraten, doch müssen die Schnitte dann 1—mehrere Tage in Glycerin liegen bleiben, bis eine Differentialfärbung eintritt, d. h. die dunkel violett gefärbten Kanäle sich scharf von der umgebenden hellen Cuticularschicht abheben. Auch für rasche Färbung von Handschnitten von frischem Material unter Deckglas ist Hofmann's Violett sehr geeignet. Die Schnitte können mit Wasser ausgewaschen werden.

Obgleich die Sekretionskanäle bei einigen *Euphorbiaceen* bereits mit schwacher Vergrösserung erkennbar sind, arbeitete ich doch stets mit Oel-Immersion und einer Vergrösserung von 1500—2500.

Sämtliche Zeichnungen wurden mit Hilfe des Zeichenprismas ausgeführt.

Je dicker die Cuticularschichten sind, desto ausgeprägter ist auch das System der Sekretionskanäle oder -Bahnen und desto leichter können diese durch geeignete Färbmethoden sichtbar gemacht werden. Die schönsten Beispiele lieferten einige *Euphobiaceen*, die ich zufälligerweise erst später untersuchte, so dass ich gerade zuerst mit weit schwierigeren Objekten wie *Spathodea campanulata* und *Helicteres hirsuta* zu tun hatte. In der hier folgenden Beschreibung beginne ich deutlichkeitshalber gerade mit den zuletzt untersuchten Arten.

1. *Endospermum moluccanum* Becc.

Die grossen halbkugeligen Nektarien befinden sich am äussersten Oberende des Blattstiels.

Das ganze Nektarium ist bekleidet mit langen, plasma-

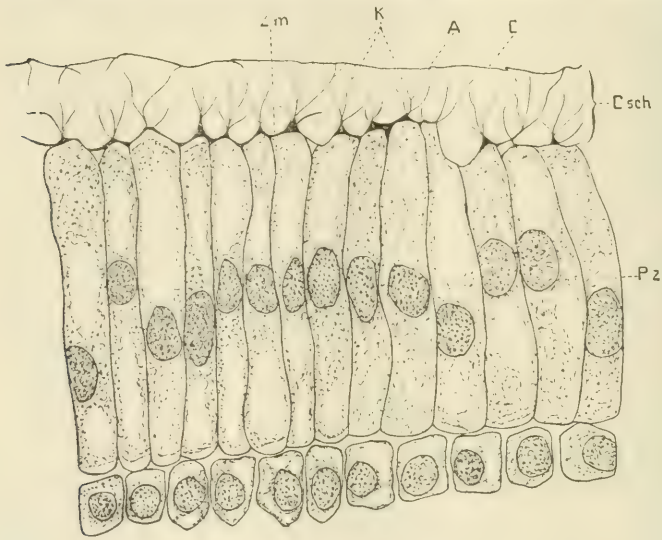


Fig. 1, Vergr. 1500.

reichen Palisadenzellen (Pz), welche die sezernierende Schicht bilden. Diese wiederum wird nach aussen umhüllt von

nicht weniger als 13—17 μ dicken Cuticularschichten (Csch). In diesen bemerkt man bereits an Handschnitten nach Färbung mit Hofmann's Violett bei schwacher Vergrösserung dunkel violett gefärbte Striche, die büschelweise von einer Centralstelle, dem Gipfel der Palisadenzellen, ausgehen. Vor allem an diesen Gipfeln bemerkt man Anhäufungen einer sich tief dunkel färbenden Masse. Ob diese Kanäle (K) nun hohl, also Ausflussröhren sind, oder Leitbahnen, die sich anders färben als ihre Umgebung, weil sie eine andere chemische Konstitution haben, lässt sich auch bei stärkster Vergrösserung nicht mit Sicherheit feststellen. Die Ausflussöffnungen, die man in dem obersten Cuticulahäutchen (C) deutlich wahrnimmt und in denen man häufig einen hervortretenden Pfropfen, vielleicht stecken gebliebenes Sekret, findet, lassen es allerdings wahrscheinlich erscheinen, dass wir es in der Tat mit hohlen Leitwegen zu tun haben.

Die Zahl der Kanäle ist in Wirklichkeit viel grösser als auf der Zeichnung zu sehen ist; da jedoch nur selten der ganze Kanal in der Schnittebene liegt, lässt sich auch in den Präparaten nur selten der ganze Lauf vollständig verfolgen. Meistens trifft man nur Bruchstücke von Kanälen an und zwar in grosser Menge.

Bei Fig, 1*a* sieht man vor allem den Oberlauf der

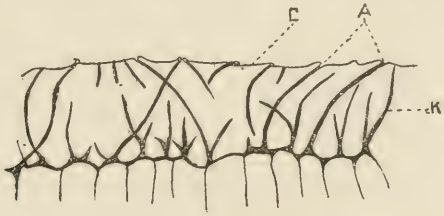


Fig. 1*a*, Vergr. 1650.

Kanäle mit den Ausgangsöffnungen (A) sehr deutlich. Diese sind nicht stets leicht zu finden. Bei einigen der

folgenden Arten ist mir dies überhaupt noch nicht oder nach vieler Mühe erst gelungen. Im vorliegenden Falle erhielt ich von ihnen ein sehr deutliches Bild, wenn ich den mit Eisen-Haematoxylin gefärbten Schnitten einen Tropfen Chlor-Zink-Jod zusetzte. Die blau-schwarzen Kanäle lagen dann eingebettet in einer durchsichtigen, hellgelben Masse und führten zu hafenförmigen Öffnungen in der braun gefärbten obersten Cuticulahaut.

Betrachtet man die Nektarienepidermis von oben, so sieht man bei hoher Einstellung eine Unmenge Höcker und Grübchen, bei tiefer Einstellung dagegen ein wirres Netz von dunklen Kanälen. Unter der Palisadenschicht findet man bei dieser Art keine Schutzscheide.

Die Struktur eines solchen Nektariums ist geradezu genial in ihrer Einfachheit und Zweckmässigkeit. Das Vorhandensein eines sehr entwickelten Kanalsystems, das die darunterliegende, Zucker produzierende Zellschicht mit der äusseren Umgebung des Nektariums verbindet, gibt eine restlose Antwort auf die viel umstrittene Frage, auf welchem Wege das Sekret aus dem Innern der Drüse durch die äusserst dicken Cuticularschichten nach aussen gelangt. Letztere sind in verschiedener Hinsicht zweckmässig; hauptsächlich bilden sie einen Schutzwall nach aussen gegen Tierfrass und andere mechanische Eingriffe, sie verhindern aber auch eine zu starke Verdunstung der Zuckerlösung. Die grosse Zahl der Kanäle macht es begreiflich, dass sich die Drüsenoberfläche nach dem Abwischen oft sogleich wieder äusserst gleichmässig mit einer Sekretschicht bedeckt.

2. *Aleurites moluccana* Willd.

zeigt ganz ähnliche Verhältnisse wie die vorige *Euphorbiacee*. Die kugeligen Nektarien auf den Blattstielen sind mit einer Schicht ganz ähnlicher inhaltsreicher Palisaden-

zellen (Pz) bedeckt. Die Cuticularschichten (C sch) sind bei dieser Art etwas weniger dick als bei der vorigen, aber doch immerhin noch mächtig entwickelt, 10,5—13,5 μ.

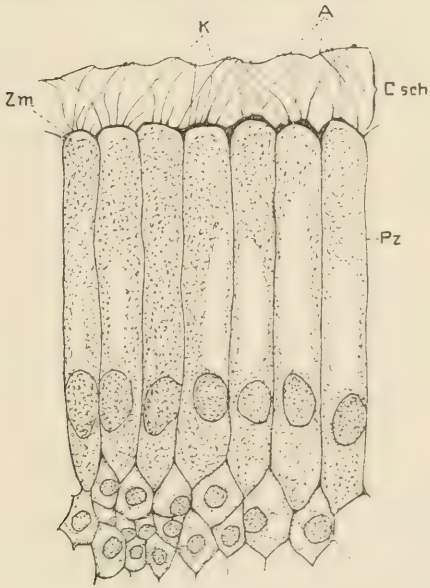


Fig. 2, Vergr. 1500.

In der Struktur des Kanalsystems ist jedoch ein Unterschied bemerkbar. Während bei *Endosp. moluccanum* die Kanäle büschelweise je vom Gipfelpunkt jeder Palisadenzelle entspringen, gehen sie hier einzeln und ziemlich gleichmässig verteilt von der ganzen Oberfläche der sezernierenden Zellen aus.

Mit Haematoxylin oder Hofmanns Violett erhält man auch hier wieder eine starke Dunkelfärbung an der Ursprungsstelle der Kanäle. Auch bei *Aleurites m.* glückte es mir, den Lauf der Kanäle vollständig, bis zu ihrem Austritt in die äusserste Cuticulahaut, zu verfolgen. Die Oberfläche ist hier viel weniger eben als bei der vorigen

Euphorbiacee; die Kanäle münden sowohl an den tiefsten als an den höchsten Stellen.

Auch bei *Aleurites* fehlt eine Schutzscheide.

3. *Poinsettia pulcherrima* R. Grah.

Diese dritte *Euphorbiacee* ist insofern ein sehr günstiges Untersuchungsobjekt, als die Pflanze auch in Europa häufig gezogen wird und das Material auch lebend untersucht werden kann.

Die becherförmigen, grossen Nektarien an der Aussen-

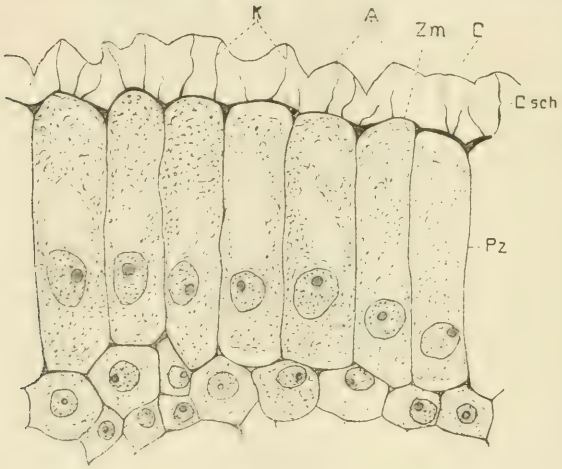


Fig. 3, Vergr. 1650.

seite der Cyathien sind von innen ganz mit einer Schicht von Palisadenzellen (Pz) ausgekleidet, deren Höhe zum Becherrande hin abnimmt. Die Schichten zeigen starke Faltung, doch wird diese zum Drüsengrunde zu immer schwächer. Durchschnittlich ist die Schicht an den einspringenden Stellen 8 μ dick, an den höchsten 10 μ.

An lebendem, mit Hofmanns Violett gefärbtem Material gelang es mir, den Lauf der Kanäle (K) vom Ursprung bis zur Mündung (A) zu verfolgen. Es gelang dies nicht an

dem mit Haematoxylin gefärbten Alkoholmaterial; bei diesem hoben sich die tief dunklen Kanäle allerdings scharf von den krystallklaren Cuticularschichten (Csch) ab, doch schienen die Kanäle in diese zu verlaufen. Augenscheinlich war der Farbstoff nicht imstande gewesen, bis zum äussersten Ende der Sekretionswege durchzudringen. Im Übrigen erhielt ich mit dem konservierten Material aus Java und dem lebenden aus Europa genau das gleiche Bild.

Wie bei der vorigen Art entspringen auch bei dieser die Kanäle in ziemlich gleichmässiger Verteilung auf der Gesamtoberfläche der sezernierenden Zellen. Die Zellmembranen sind wieder an der Grenzstelle sehr dunkel gefärbt. Die Kanäle münden meist an den Gipfeln der Cuticularfalten, aber nicht stets.

Wie bei den vorigen Arten fehlt auch bei dieser eine Schutzscheide.

4. *Helicteres hirsuta* Lour. *var. purpurea.*

Die Drüsen dieses Strauchs sitzen einzeln oder zu mehreren auf den Infloreszenzachsen, am Grunde der Blütenstiele. Es sind dunkelrotbraune, stark glänzende Höcker von ausserordentlicher Härte. Letzterer Umstand brachte mich dazu, gerade bei dieser Species den Sekretionsmodus zuerst zu untersuchen. Leider war gerade dieses Objekt ungünstig, weil das Material sehr spröde war und die Kanäle äusserst fein, so dass anfangs die verschiedensten Färbmethoden scheiterten. Obgleich Spuren eines Kanalsystems gleich nach der ersten Behandlung mit Haematoxylin bemerkbar waren, so gelang es doch nicht, ein verständliches Bild zu erhalten. Leider ist mir dies auch nach Verbesserung der Technik noch nicht vollständig geglückt.

Bereits bei oberflächlicher Betrachtung von Fig. 4 sieht man, dass die Struktur der Cuticularschichten (Csch) bei dieser Art stark von derjenigen der vorigen abweicht.

Zwar sehen wir auch hier eine Schicht von Palisadenzellen (Pz), aber deren oberste, schmäler zulaufende Enden liegen eingebettet in der Cuticularmasse, greifen zahnförmig in diese hinein. Leider hat sich der Zellinhalt mehr oder weniger stark kontrahiert, so dass an den meisten Stellen die Zellmembranen (Zm) mit den Kanälen (K) allein stehen geblieben sind; die wirkliche Lage der Zellen zu einander lässt sich also nach diesem Präparat nicht beur-

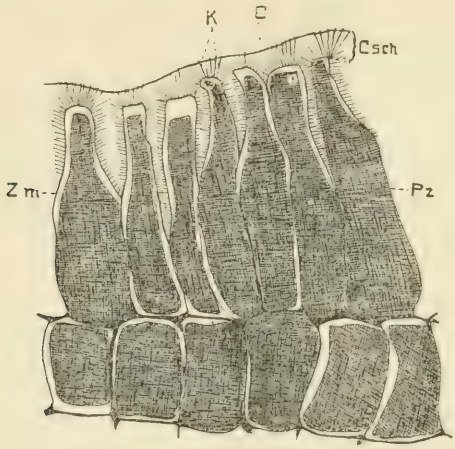


Fig. 4, Vergr. 1650.

teilen. Sicher ist dagegen, dass nicht nur vom Gipfel der Zellen zur Drüsenoberfläche, sondern auch von den Seitenwänden unzählige, äusserst feine Kanälchen ausgehen. Auf der Zeichnung sind diese noch viel zu grob wiedergegeben. Wegen der Schwierigkeit der Färbung liessen sich die Kanälchen nur selten in ihrem vollständigen Lauf verfolgen, meist endeten sie scheinbar kurz vor dem obersten Cuticulahäutchen in der darunterliegenden, durchsichtigen Masse. Es kommt mir sehr wahrscheinlich vor, dass die Kanälchen an den Seitenwänden der Zellen Verbindungen zwischen diesen darstellen. Die ausserordentliche Fein-

heit der Kanälchen hat wahrscheinlich ein völliges Durchdringen des Farbstoffs verhindert. Derartige Seitenverbindungen der Zellen kommen auch bei der folgenden Art vor.

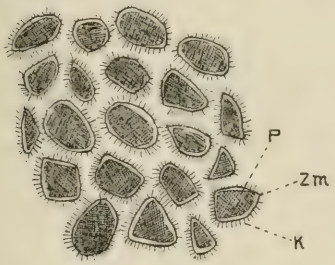


Fig. 4a, Vergr. 1650.

Ein Oberflächenschnitt ergibt das Bild von Fig. 4a. Die Zellen erscheinen umgeben von einem allerfeinsten Borsten- oder Haarkranz. Der beinahe schwarz gefärbte Zellinhalt lässt keine Einzelheiten erkennen. Die Schnitte müssen bei dieser Art viel stärker gefärbt werden als bei den vorigen, bis der Zellinhalt zu einer nahezu einheitlichen dunklen Masse geworden ist; die besten Resultate liefert in diesem Fall das langsam aber sicher eindringende Eisen-Haematoxylin.

Spathodea campanulata Beauv.

Die Drüsen befinden sich auf den Blättern, den Stipulae und etwa der Hälfte der Kelche. Makroskopisch sind es rundliche, vertiefte, stark glänzende Flecken.

Mit der vorigen Art gehört auch diese zu den ersten, die ich zur Untersuchung wählte. Auch bei *Spath. camp* schliessen die Palisadenzellen (P.z.) oben nicht lückenlos aneinander, sondern bilden Spalten, in welche die cuticularisierte Schicht (Csch) mehr oder weniger tief hineingreift.

Das Kanalsystem (K) ist hier ebenfalls äusserst fein entwickelt, dazu ist seine Struktur komplizierter als bei den vorigen Arten. Die grössere oder geringere Feinheit der Leitungsbahnen scheint übrigens mit der grösseren oder geringeren Entwicklung der Cuticularschichten in Verband zu stehen, was ja sehr einleuchtend ist.

Nun beträgt die Dicke der Schichten über den Sekretionszellen bei *Spathodea camp.* 4,4 μ, also 4 Mal weniger

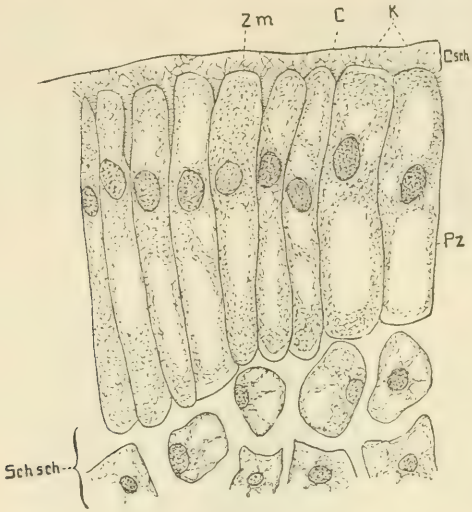


Fig. 5, Vergr. 1650.

als z. B. bei *Endospermum moluccanum;* dementsprechend ist nun auch die Struktur der Kanäle eine viel feinere. Die Sekretionsbahnen haben hier eine viel kürzere Strecke zurückzulegen.

Eine Eigentümlichkeit des Kanalsystems ist, dass die von den Zellgipfeln ausgehenden Kanälchen nicht direkt nach oben verlaufen, sondern sich nach allen Richtungen winden und mit einander zu anastomosieren scheinen, wenigstens sieht man an Kreuzungsstellen deutlich dunkle Punkte. Die Zahl der Kanälchen ist so gross, dass die Cuticularschichten ein getrübtes Bild zeigen.

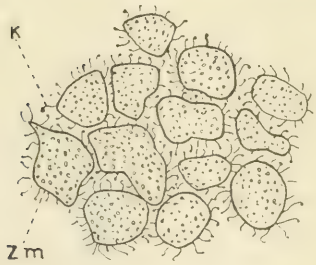


Fig. 5a, Vergr. 1650.

Fig. 5*a* gibt nur den allgemeinen Eindruck wieder, den man bei Betrachtung der Epidermis von oben mit sehr starker Vergrösserung erhält. Zeichnerisch ist dieses unendlich feine Netz von Kanälen, das sich durch die ganze Dicke der Cuticularschichten, von den Zellmembranen bis zum obersten Cuticulahäutchen hinzieht, nicht wiederzugeben. Es gelang mir auch nicht, wie vor allem bei den *Euphorbiaceen*, Mündungsöffnungen an der Drüsenoberfläche zu unterscheiden.

Inbezug auf Färbmethode gilt das bei *Helicteres hirsuta* Gesagte.

Im Gegensatz mit den Nektarien der vorigen Arten, sind diese mit einer sehr dicken cuticularisierten Schutzscheide umgeben.

Ausser bei den obigen 5 Arten habe ich auch noch bei verschiedenen anderen Sekretionskanäle entdecken können; bei diesen waren jedoch die Cuticularschichten sehr schwach entwickelt und die Sekretionskanäle äusserst fein, so dass ich bei der Untersuchung auf technische Schwierigkeiten stiess. So scheinen mir die Sekretionswege bei den sehr kleinen Drüsen von *Euphorbia heterophylla* L. denen der grossen Becherdrüsen von *Poinsettia pulcherrima* ganz ähnlich zu sein, jedoch erhielt ich noch kein so deutliches Bild von ihnen.

In den Nektarien von *Tecoma grandiflora* Lois. suchte ich nach Analogie mit *Spathodea campanulata* lange vergeblich nach Kanälen; die Cuticularschichten sind bei ersterer noch viel dünner als bei letzterer. Schliesslich glückte es mir an einer Stelle, wo einige Palisadenzellen zufällig etwas kürzer waren als die anderen und die Cuticula dementsprechend etwas stärker als normal entwickelt, doch noch ein paar Kanäle zu unterscheiden. Zweifellos werden mir auch bei manchen anderen Arten mit äusserst dünnen Cuticularschichten die Sekretionswege noch entgangen sein,

die sich nach ständiger Verbesserung der Technik wohl werden finden lassen.

Berücksichtigt man, dass zuckersezernierende Drüsen bereits seit so langen Jahren von anatomischem, physiologischem und biologischem Standpunkt eingehend untersucht wurden, dass speziell die Frage, auf welchem Wege die in Wasser gelösten Stoffe die Cuticula oder cuticularisierten Membranen passieren, lebhaftes Interesse erregt hat, so wundert man sich, dass die so einfache Lösung dieser Frage durch Feststellung von Sekretionskanälen, nicht schon viel früher gefunden worden ist. Es kommt mir vor, dass nicht so sehr technische Schwierigkeiten als der lähmende Einfluss der Begriffe „Permeabilität" vor allem aber „Osmose" daran Schuld ist, dass die Anatomen das Sekretionsproblem von den Physiologen als bereits oder nahezu gelöst betrachteten und sich nicht durch Zweifel zu weiteren Untersuchungen gedrungen fühlten.

Eine Ausnahme macht Aufrecht[1]), der in seinem „Beitrag zur Kenntnis extrafloraler Nektarien" mitteilt, dass er an der sezernierenden Oberfläche der Nektarien von *Acacia lophanta*, in vereinzelten Fällen bei starker Immersion, sehr feine Porenkanäle gefunden habe. Über diesen Fund lässt sich Aufrecht merkwürdigerweise nicht weiter aus, wohl fügt er später hinzu, dass andere eine blasige Absprengung der Cuticula wahrgenommen hätten und dass neue Untersuchungen diese widersprechenden Angaben klären müssten. Da Aufrecht leider seiner sonst so gründlichen Arbeit keinerlei Abbildungen beigegeben hat, ist es nicht möglich, festzustellen, was er in Wirklichkeit gesehen hat; seit 1891 haben denn auch die Untersuchungen ihren Fortgang genommen, ohne Aufrecht's Mitteilung zu berücksichtigen.

---

[1]) Inaugural Dissert. Zürich. 1891. p. 34.

Obgleich ich mir der Unvollständigkeit obiger Untersuchung vollständig bewusst bin, so glaube ich doch, dass durch Feststellung von Sekretionswegen in den Cuticularschichten das Sekretionsproblem für diese Kategorie von Drüsen in eine neue Phase eingetreten ist. Eine Untersuchung der Schleim, Harz, Gummi etc. abscheidenden Drüsen wird vielleicht eine gleiche oder ähnliche Lösung der Sekretionsfrage ergeben. Freilich wird diese Lösung erst vollständig, wenn physiologische Untersuchungen das anatomische Bild ergänzen. Einer der Wege, die hierzu führen, ist vielleicht die Vitalfärbung, auf die mich R. Höber aufmerksam gemacht hat und die ich auch bereits in Angriff genommen habe.

Die letale Einwirkung einiger organischen Giftstoffe auf die Pflanzenzelle

von

TH. WEEVERS.

§ 1. Einleitung.

In meiner vorigen Arbeit „Betrachtungen und Untersuchungen über die Nekrobiose und die letale Chloroformeinwirkung" [1]) konnte die Giftwirkung verschieden konzentrierter Chloroformdämpfe durch die von Wo. Ostwald benutzte Giftigkeitsisotherme $\frac{1}{t} = kc^p$ vorgestellt werden. Die Werte für p lagen zwischen 1,90 und 1,96 und es blieb bei diesen Werten fraglich ob der Vorgang als ein Adsorptionsprozess betrachtet werden konnte. Vergleichung mit der Einwirkung anderer Giftstoffe war also notwendig.

Der wirkliche Temperaturkoeffizient dieser letalen Prozesse lag zwischen 1,13 und 1,21, welche Tatsache sehr wahrscheinlich auf eine Diffusionsgeschwindigkeit hindeutete, dem Anschein nach lag deshalb eine Reaktion in einem heterogenen System vor, bei welcher die Geschwindigkeit der eventuellen chemischen Reaktionen zu vernachlässigen war, weil nur der langsamere Diffusionsvorgang den Prozess beherrschte. Mit der Auffassung der, die relative Impermeabilität des lebenden Protoplasten regulierenden, Hautschicht als ein Emulsionskolloid lies sich dies vereinbaren;

[1]) Recueil des Travaux botaniques Néerl. Vol. IX Livr. 2. 1912.

zur näheren Präzisierung unsrer Vorstellungen war es jedoch unbedingt notwendig die Giftwirkung des Chloroformdampfes mit der letalen Einwirkung andrer Stoffe zu vergleichen.

Sowie aus Obenstehendem hervorgeht musste also die Giftwirkung andrer Stoffe sowohl bei variabler Temperatur als Konzentration untersucht werden. Mit diesen Untersuchungen war ich beschäftigt als mehrere Arbeiten, welche dieses Gebiet von andrer Seite berühren, erschienen; ich meine die Arbeiten von H. Nothman-Zuckerkandl [1]), J. Endler [2]), S. Loewe [3]) u. a., ins besondere jedoch die Publikationen von J. Szücs [4]), „Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der antagonistischen Ionenwirkungen" und „Über einige charakteristischen Wirkungen des Aluminiumions auf das Protoplasma."

Die Fragestellung ist bei diesen Arbeiten im Allgemeinen eine andere als in den meinigen, obschon hie und da dasselbe Thema behandelt wird, sodass ich meine Ergebnisse hier doch vorführe, besonders weil sie in einem Punkte eine Lücke meiner vorigen Arbeit ausfüllen.

Ich glaube, dass es unnötig ist, hier die bekannten Resultate der Szücsschen Arbeiten zu wiederholen; dann und wann werden sie unten zur Sprache kommen.

Thoday [5]) hat in seiner Arbeit mittelst des Apparates von Bonnier und Mangin (abgeänderte Methode Aubert) untersucht, welche Änderungen in der O_2-Aufnahme und CO_2-Abgabe der grünen Blätter unterm Einfluss des Chloroformdampfes auftreten. Aus dieser Abhandlung geht

---

[1]) H. Nothman-Zuckerkandl. Biochem. Zeitschr. Bd. 45. 1912.

[2]) J. Endler. Durchtritt von Salzen durch das Protoplasma. Biochem. Zeitsch. Bd. 45. 1912.

[3]) S. Loewe. Membran und Narkose. Biochem. Zeitsch. Bd. 57. 1913.

[4]) J. Szücs. Jahrb. f. Wiss. Botanik Bd. 52. 1913.

[5]) D. Thoday. Effect of Chloroform on the respiratory exchanges of leaves. Ann. of Botany Vol. 27. 1913.

deutlich hervor, dass ein Gegensatz zwischen Reizeffekt und letaler Einwirkung besteht, weil bei letzterer die Koordination zwischen O_2- Aufnahme und CO_2-Abgabe aufgehoben ist.

Diesen Gegensatz hatte ich schon in meiner vorigen Mitteilung hervorgehoben und wir begegnen demselben auch in der Arbeit von W. J. V. Osterhout[1]) „Some quantitative researches on the permeability of the Salts", wo wir finden: „it is quite evident, that we have in this experiment two distinct things, the anaesthetic effect which is associated with a reversible decrease of permeability and the toxic effect, associated with an increase of permeability which is practically irreversible." In ganz andrer Weise als Osterhout, war ich in meiner ersten Arbeit zu derselben Schlussfolgerung gekommen[2]).

Den Ideengang verfolgend, welche S. Loewe[3]) uns in seiner schönen Arbeit über Membran und Narkose gegeben hat und der sich im Grossen und Ganzen der Meinung Lepeschkins[4]) anschliesst, können wir Folgendes sagen: Die Wanderungsfähigkeit der wasserlöslichen Stoffe, der anorganischen Salze und ihrer Ionen ist in den Plasmakolloiden von der Kontinuität des Dispersionsmittels, des Wassers, abhängig; es ist aber eben etwas Charakteri-

---

[1]) W. J. V. Osterhout. Address bef. the Botanical Society of America et Cleveland 1913.

[2]) M. Mirande C. R. Ac. Sc. 1909 hatte von der Blausäurebildung in Prunus laurocerasus Blättern mittelst Chloroformdampfeinwirkung behauptet: „On peut ménager l'action du chloroforme de manière à conserver la feuille vivante après l'expérience" und dagegen hatte ich in der ersten Arbeit polemisiert. Nach einer brieflichen Mitteilung Mirandes ist dieser jedoch ebenfalls der Meinung, dass die Blausäurebildung ein postmortaler Prozess ist, wie aus seiner neulich erschienenen Arbeit hervorgeht.

[3]) S. Loewe. Membran und Narkose. Weitere Beiträge zu einer kolloid-chemischen Theorie der Narkose. Biochem. Zeitschr. Bd. 57. 1913.

[4]) Lepeschkin. W. W. Ber. d. deutsch. botan. Ges. 29. 1911.

stisches für alle lyophile Kolloide und besonders für das Protoplasma, dass diese Wanderungsfähigkeit so sehr verringert, jedoch nicht aufgehoben ist.

Während man früher das lebendige Protoplasma oder die Hautschicht [1]) in Bezug auf die anorganischen Salze wegen der Ergebnisse der Plasmolyse für nicht permeabel, wegen der Tatsachen der Nahrungsaufnahme für nicht völlig impermeabel erklärte, gilt dieser Widerspruch jetzt nach den Versuchen Osterhouts [2]) nicht mehr. Salze von NH_4, Rb, Na, Cs, K, Li, Mg, Ce, Sr und Al, permeieren das Protoplasma, sodass die angefangene Plasmolyse zurückgeht. Wenn man jedoch nicht ein Salz sondern eine bestimmte Kombination sogenannter, antagonistischer Salze auf die Zelle einwirken lässt, wird die Permeabilität gegenseitig gehemmt, eine Tatsache auf welche ich unten noch zurückkomme.

Unter Einwirkung der Narkotika nimmt die Salzempfindlichkeit der Plasmakolloide zu, die Viskosität ab, das heisst, dabei findet Umwandlung eines lyophilen Kolloids in ein lyophobes [3]) statt. Insbesondere trifft diese Änderung das Lipoidhydrosol, welches man sich ebenso wie das Eiweisshydrosol im Protoplasma vorhanden denkt und dabei findet kein Verlust des Bindungswassers statt, sonst würde die Permeabilität zunehmen und diese verringert ja wie aus

---

[1]) Nach den Erörterungen Loewes ist es in Anbetracht der Permeabilität eigentlich gleichgültig ob man eine besondere Protoplasmahautschicht annimmt oder das Protoplasma als Ganzes für das Permeieren verantwortlich macht.

[2]) W. J. N. Osterhout. Address before the Botan. Soc. of America. Cleveland 1913. Schon früher war in einzelnen Fällen diese Permeabilität konstatiert (Vergl. die vorige Arbeit) jedoch nie in seiner allgemeinen Bedeutung gewürdigt.

[3]) Nach der Terminologie Wo. Ostwalds. (Grundriss der Kolloidchemie): Umwandlung eines Emulsoids in ein Suspensoid. Emulsoide gehören nach Ostwalds Einteilung zu den Systemen Flüssig + Flüssig, Suspensoide zu den Systemen Flüssig + Fest.

den Untersuchungen von Loewe, Lepeschkin und Osterhout hervorgeht [1]).

Diesen Ideengang Loewes in Bezug auf die Narkose können wir nun, meiner Meinung nach, ebenfalls mutatis mutandis bei Erklärung der letalen Prozesse benutzen.

Wandelt sich die narkotische, reversibele Wirkung in eine letale irreversibele um, so nimmt die Permeabilität für anorganische und organische Stoffe ausserordentlich zu, das war eben das Todeskriterium, welches ich benutzte. Dann muss also bei dem stärkeren Zutritt des giftigen Narkotikums eine Umwandlung des lyophilen Kolloids in ein lyophobes mit Verdrängung des Bindungswassers (auf dem die Hydrophilie beruhte) durch das stärker adsorbierbare Narkotikum stattgefunden haben. Das System des Protoplasmas enthält also jetzt mehr freies Wasser und dies bedingt die grössere Permeabilität.

§ 2. Die letale Einwirkung bei verschiedener Konzentration.

Das Objekt, welches ich zu meinen Versuchen benutzte, war dasselbe welches sich in der früheren Arbeit so gut bewährt hatte, nl. Schnitte aus dem roten Parenchym von Beta vulgaris. Die eben anfängende Exosmose des Anthocyans ist ein Todeskriterium, das scharf beobachtet werden kann, weil schon eine so kleine Anthocyanquantität zur Beobachtung genügt, dass praktisch der Anfang der Exosmose konstatiert wird. Man muss jedoch, sowie ich schon früher hervorgehoben habe, die Versuche bei einer selben Temperatur ausführen und gleich grosse (z. B. 1 cM^2) und gleich dicke Schnitte aus einem selben Objekte benutzen. Die Schnitte kamen zuerst in 25 c.c der Giftlösung und

[1]) Aus obenstehenden Erörterungen, gestützt auf den von Lepeschkin, Osterhout, Loewe u. a. beobachteten Tatsachen, wird wohl deutlich sein, dass ich die Triftigkeit der Kritik Loewes auf die Meyer-Overtonsche Theorie der Narkose völlig anerkenne.

wurden zur Beobachtung des exosmierenden Anthocyans ± eine halbe Minute (bei den starken Giftlösungen 10 Sekunden) vor dem Anfang der Exosmose in einige Tropfen der Giftlösung auf ein Objektglas übergebracht.

Wo möglich müssen die Versuche zur selben Jahreszeit angestellt werden, weil beim Ältern der Objekte die letale Einwirkungszeit kürzer wird; stets muss auch eine selbe Vorbehandlung statt finden nl. ein 12-stündiges Liegen in Leitungswasser.

Von den Giften studierte ich ins besondere die Einwirkung einer Lösung von Salzsaurem Chinin und von Chloralhydrat.

Stets fanden mehrere Versuche statt und wurde daraus ein Mittelwert berechnet.

Versuche mit Salzsaurem Chinin[1]).

$t = 12°$ C. 6 Februar 1912. Lösung des Chininhydrochlorids in Leitungswasser.

Lösung in %	Letale Einwirkungszeit in Sekunden.
3 %	13—17″ = ± 15″
2 %	18—23″ = ± 20,5″
1,5 %	23—28″ = ± 25,5″
1 %	30—35″ = ± 32,5″
0,8 %	40—45″ = ± 42,5″
0,6 %	50—55″ = ± 52,5″
0,4 %	65—70″ = ± 67,5″
0.3 %	100—110″ = ± 105″
0,2 %	150—180″ = ± 165″
0,1 %	6—6½′ = ± 375″
0,09 %	11—12′ = ± 690″
0,08 %	15—16′ = ± 930″
0,07 %	18—21′ = ± 1170″
0,06 %	40—45′ = ± 2550″
0,05 %	95—100″ = ± 5850″

[1]) Chininum hydrochloricum puriss. $C_{20}H_{24}N_2O_2$. $HCl + 2H_2O$ mol. gew. 396,5.

In nachstehender graphischen Darstellung ist auf der Abszisse die Logarithme der Variablen c (Konzentration), auf der Ordinate die Logarithme der entsprechenden Variable $\frac{1}{t}$ abgetragen. t ist die Lebensdauer welche durch das Gift, je nach dessen Konzentration c verschieden stark abgekürzt wird, also die letale Einwirkungszeit.

Folgt bei unsren Versuchen der Vorgang die Giftigkeitsisotherme Wo. Ostwalds[1]) $\frac{1}{t} = kc^p$, welche beim Logarithmieren liefert $\log. \frac{1}{t} = \log. k + p \log. c$, so muss sich bei der Darstellung eine gerade Linie ergeben[2]).

Dies trifft jedoch nur innerhalb ziemlich enger Grenzen zu, im Grossen und Ganzen gleicht es fast mehr die Kurve einer Exponentialfunktion.

Der Exponent p, die Tangente des Neigungswinkels der Gerade (oder geometrische Tangente der Kurve) gegen die Abszisse ist $p = \frac{\log. \frac{1}{t} - \log. \frac{1}{t}}{\log. C - \log. c'}$

also zwischen 3 % und 0,4 % ist $p = 0{,}76$
„ „ 0,4 % „ 0,1 % ist $p = 1{,}23$
„ „ 0,1 % „ 0,05 % ist $p = \pm 4$.

Wenn man deshalb wie bei der Einwirkung des so besonders giftigen Salzsaurenchinins im Stande ist, zwischen weiten Konzentrationsgrenzen die Giftigkeit zu untersuchen, so hat nur innerhalb sehr engen Grenzen die Exponentialformel Gültigkeit, gerade so wie Szücs[3]) für die Giftwirkung

---

[1]) Wo. Ostwald. Pflügers Archiv. Bd. 120. 1907.

[2]) Die letale Zeit ist berechnet in Sekunden, die Konzentration beim ersten Versuch (I) in Zehntelprozente, beim zweiten Versuch (II) in Prozenten, der Nullpunkt ist verschoben, damit die Darstellung nicht zu grossen Raum brauchte.

[3]) J. Szücs. Jahrb. f. Wiss. Bot. Bd. 22.

0
→ log. c
→ log. 1/t
I
II
I
II

des Kupfersulfats auf die Keimpflanze von Cucurbita Pepo beobachtete.

Versuche mit Chloralhydratlösung.

$t = 14°$ C., 10 Februar. Hier waren die Versuche nicht zwischen so verschiedenen Konzentrationen durchzuführen, weil bei grösserer Verdünnung das Gift viel längere Zeit zur letalen Einwirkung braucht und die Grenzen bald sich verwischen.

Lösung in %	Letale Einwirkungszeit in Sekunden.
25 %	18—22″ = ± 20″
20 %	24—28″ = ± 26″
15 %	35—40″ = ± 37,5″
12½ %	40—46″ = ± 43″
10 %	46—51″ = ± 48,5″
9 %	54—60″ = ± 57″
8 %	68—72″ = ± 70″
7 %	85—90″ = ± 87,5″
6 %	120—130″ = ± 125″
5 %	180—210″ = ± 195″
4 %	5—6′ = ± 330″
3 %	8—10′ = ± 540″
2½ %	11—13′ = ± 720″
2 %	20—24′ = ± 1320″
1 %	>60′

Zwischen 25 % und 10 % ist $p = 1$, zwischen 10 % und 2 % = ± 2. Hier ist das Resultat ebensowenig eine gerade Linie, die Objekte lebten in mehr verdünnten Lösungen länger als man es nach der Exponentialformel erwarten sollte. Dieselbe Tatsache beobachtete H. Nothmann Zuckerkandl für die narkotische Einwirkung der Alkohole auf die Protoplasmaströmung von Vallisneria. Also ist, obschon nach den Untersuchungen S. Loewes die Aufnahme von organischen Lösungsmitteln durch Lipoide mittelst einer Adsorptionsisotherme bestimmt wird, der Vorgang beim letalen Prozess im Protoplasma nicht so

einfach, nur innerhalb enger Grenzen kann man von einer Adsorptionsisotherme reden, ein Beweis, dass man mit der Deutung dieser Giftwirkung als Adsorptionsvorgang sehr vorsichtig sein muss.

§ 3. Kombinierte Einwirkung von organischen Giften und Aluminiumchlorid.

In meiner vorigen Mitteilung, vor dem Erscheinen der Szücschen Kritik auf die Arbeit Fluri's, hatte ich darauf hingewiesen, dass es mir bei der roten Rübe nicht gelungen war durch Aluminiumsulfatlösungen verschiedener Stärke eine Steigerung der Exosmose der Kohlehydrate hervorzurufen und die Resultate Szücs leuchteten mir deshalb sehr ein. Als ich nun die Giftwirkung verschiedener organischen Stoffe auf das rote Zellparenchym der Rübe studierte, lag es auf der Hand ebenfalls die kombinierte Einwirkung obengenannter Gifte und Aluminiumsalze bei diesem Objekte zu prüfen.

Bekanntlich beobachtete Fluri[1]) das Aluminiumionen die Fähigkeit besitzen, die Plasmolysierbarkeit der Zellen aufzuheben und erklärte dies durch starke Zunahme der Permeabilität. Später hat Szücs nachgewiesen, dass die Aluminiumionen gerade im Gegensatz zur Meinung Fluris die Aufnahmegeschwindigkeit der meisten andern Verbindungen hemmen, die Ursache der Unplasmolysierbarkeit, welche Fluri nachwies, hat mit der permeabilitätsändernden Wirkung der Aluminiumionen nichts zu tun sondern beruht auf Erstarrung des Protoplasmas. Die Aluminiumeinwirkung verursacht zuerst Erstarrung, später Wiederauflockerung des Protoplasmas, beide sind physiologische, reversibele Einwirkungen; bei den anthocyanhaltigen Zellen

[1]) M. Fluri. Der Einfluss von Aluminiumsalzen auf das Protoplasma Flora Bd. 99 1909.

jedoch konnte Szücs immer Plasmolysierung beobachten, diese lassen sich durch die unter vitalen Bedingungen möglichen Konzentrationen des Aluminiums in ihrer Plasmolysierbarkeit nicht beeinflussen. Bei der kombinierten Einwirkung der Gifte und Aluminiumsalze tritt jedoch nicht diese Erstarrungsfähigkeit sondern die antagonistische Ionenwirkung in den Vordergrund, welche in den von Szücs untersuchten Fällen in der gegenseitigen Beeinflussung der Aufnahmegeschwindigkeit zweier in gleichem Sinne geladenen Ionen zu liegen scheint. Auf zoologischem Gebiete ist diese Meinung am ersten von Jacq. Loeb[1]) in Bezug auf die antagonistische Wirkung der Salze untereinander ausgesprochen worden und später hat W. J. V. Osterhout[2]) sie auf botanischem Gebiete bestätigt[3]).

Es lag deshalb auf der Hand, dass ebenfalls bei unsrem Objekt (rotem Zellparenchym der Rübe) Aluminiumsalze die Giftwirkung andrer Stoffe abschwächen würden und sowie aus Unterstehendem hervorgeht war dies tatsächlich der Fall.

Ich legte mir jedoch die Frage vor ob diese Abschwächung nur bei dissozierten Salzen oder ebensogut bei indifferenten organische Verbindungen zutreffen würde.

Nur zerstreute Beobachtungen liegen auf diesem Gebiete vor und diese beziehen sich nur sehr wenig auf die Wirkung der Al. Salze. Z. B. untersuchte Zehl[4]) die Keimfähigkeit der Sporen von Aspergillus und Penicillium bei Gegenwart verschiedener organischen Gifte und fand für

---

[1]) J. Loeb. Dynamik der Lebenerscheinungen 1906.
W. J. N. Osterhout l. c.

[3]) Sowie schon E. Verschaffelt (Med. Kon. Ak. v. Wet. A'dam 1904) und Eisler und v. Portheim (Biochem. Zeitsch. Bd. 21 1909) nachgewiesen haben wird z. B. Chininhydrochlorid durch Na.Cl und andere Salze entgiftet, obengenannte Arbeit von Szücs behandelt dieses Thema mehr eingehend.

[4]) B. Zehl. Zeitschr. f. allg. Physiol. 1908.

die Kombination Metallsalz (Cu- Co- Ni- Alsulfat) und Alkohol eine abschwächende, fur die Kombination mit Chloralhydrat, Chloroform und Äther eine verstärkende Wirkung (Vergl. dazu auch die Arbeit v. Verschaffelt und diejenige von Eisler und v. Portheim). H. Nothmann Zuckerkandl[1]) benutzte als Objekt die Plasmaströmungshemmung von Vallisneria und Elodea. Sie konstatierte eine Entgiftung der Alkohole[2]) durch Mangan und weniger stark auch durch Zinksalze, in schwachen Giftlösungen war die Entgiftung deutlicher als in starken Lösungen. Bei Chloralhydrat und Chloroform gab Mangansulfat keine abschwächende Wirkung. Aluminiumsalze verzögerten die Wirkung von Äthyl- und Propylalkohol, nicht die von Amylalkohol; die Verzögerung war schwächer als die beim Mangansalz. Also durchaus kein einheitliches Resultat.

Bei allen Versuchen verglich ich die letale Einwirkungszeit (let. E. Z.) in reiner Giftlösung einerseits und in einer Mischung verschiedener Quantitäten der Giftlösung mit meistens 1 % $AlCl_3$ lösung (0,038 Mol) andererseits.

1°. Versuche met Chininhydrochlorid.

1*a*. 15 März. $t = 12°$ C. 0,038 Mol = 1 % $AlCl_3$ in aq. dest. 1 %, Chininhydrochlorid in Leitungswasser.

1 % Chininhydrochlorid (0,025 Mol)		let. E. Z.	15—20″	= ± $17\frac{1}{2}$″
0,5 % „		„ „	22—28″	= ± 25″
10 Teile 1 % „	+ 1 Teil 1 % $AlCl_3$	„ „	75—90″	= ± $82\frac{1}{2}$″
7 „ „	+ 1 „ „	„ „	90—120″	= ± 105″
6 „ „	+ 1 „ „	„ „	360—420″	= ± 390″
5 „ „	+ 1 „ „	„ „		± 15′
4 „ „	+ 1 „ „	„ „	> 240′	< 300′
1 „ „	+ 1 „ „	„ „	> 2700′ [3])	

[1]) H. Nothman Zuckerkandl l. c.

[2]) Eine Ausnahme bildeten Isoamyl und Heptylalkohol, wo keine Einwirkung auftrat.

[3]) Bei den Versuchen von J. Endler l. c. hemmt das Al in Konzentrationen von 0,01 Mol. und höher bei neutraler Reaktion vollständig

1*b*. $AlCl_3$ und Chininhydrochlorid, beide gelöst in Aq. dest. dasselbe Resultat.

1*c*. $AlCl_3$ und Chininhydrochlorid, beide gelöst in Aq. dest. $t = 15°$ C. April.

0,5% Chininhydrochlorid (0,012 Mol)		let. E. Z.	10—15″ = ± 12,5″
0,25% „		„ „	15—20″ = ± 17,5″
10 Teile 0,5% „	+ 1 Teil 0,5% $AlCl_3$	„ „	40—50″ = ± 45″
7 „ „	+ 1 „ „	„ „	50—60″ = ± 55″
5 „ „	+ 1 „ „	„ „	90—120″ = ± 105″
4 „ „	+ 1 „ „	„ „	300—360″ = ± 330″
3 „ „	+ 1 „ „	„ „	20—25″
2 „ „	+ 1 „ „	„ „	> 420′ < 1440′
1 „ „	+ 1 „ „	„ „	> 2880′

2⁰. Versuch mit Chloralhydrat, gelöst in Aq. dest. $t = 13°$ C., April.

10% Chloralhydrat (0,6 Mol)		let. E. Z.	35—45″ = ± 40″
5% „ (0,3 Mol)		„ „	80—100″ = ± 90″
10 Teile des 10% „	+ 1 Teil 1% $AlCl_3$	„ „	70—90″ = ± 80″
7 „ „ „	+ 1 „ „	„ „	145—165″ = ± 155″
5 „ „ „	+ 1 „ „	„ „	210—240″ = ± 225″
4 „ „ „	+ 1 „ „	„ „	5—6′ = ± 330″
3 „ „ „	+ 1 „ „	„ „	8—9′ = ± 510″
2 „ „ „	+ 1 „ „	„ „	11—12′ = ± 690″
1 „ „ „	+ 1 „ „	„ „	19—21′ = ± 1200″[1])

3⁰. Versuch mit Formaldehyd ebensowie $AlCl_3$ gelöst in Aq. dest. $t = 13°$ C., April [1])

---

die Exosmose von Methylenblau aus Elodea. Bei Anwesenheit des Chininhydrochlorids liegt die Grenze bei demselben Werte, bei Anwesenheit der andern Giftstoffe wird vollständige Hemmung der Exosmose nicht erreicht.

[1]) Bei diesem Objekte gilt also durchaus nicht die Tatsache die Arcichovskij (Biochem. Zeitsch. L 1913) konstatierte, dass für Erbsensamen 2—8% HCHO-lösungen schädlicher waren als 40% Lösungen.

34 % Formaldehyd		N. let. E. Z.	85—95″	= ± 90″
17 % „		„ „	100—110″	= ± 105″
8½ „		„ „		± 150″
10 Teile 34 % „ lösung	+ 1 Teil 1 % $AlCl_3$	„ „	100—110″	= ± 105″
7 „ „	+ 1 „ „	„ „	125—135″	= ± 130″
5 „ „	+ 1 „ „	„ „	140—150″	= ± 145″
4 „ „	+ 1 „ „	„ „	155—165″	= ± 160″
3 „ „	+ 1 „ „	„ „	170—180″	= ± 175″
2 „ „	+ 1 „ „	„ „	190—200″	= ± 195″
1 „ „	+ 1 „ „	„ „	205—215″	= + 210″

4⁰. Versuch n. Amylalkohol gemischt met Aq. dest.

1 % $AlCl_3$ gelöst in aq. dest.

gesättigte Lösung t = 13° C. = ± 3 vol. %		let. E. Z.	60—70″	= ± 65″
1 Teil „ „	+ 1 Teil Wasser	„ „	120—140″	= ± 130″
10 Teile „ „	+ 1 Teil $AlCl_3$ (1 %)	„ „	120—130″	= ± 125″
7 „ „ „	+ 1 „ „	„ „	130—140″	= ± 135″
5 „ „ „	+ 1 „ „	„ „	155—175″	= ± 165″
3 „ „ „	+ 1 „ „	„ „	280—320″	= ± 300″
2 „ „ „	+ 1 „ „	„ „	8—9′	= ± 510″
1 „ „ „	+ 1 „ „	„ „	16—18′	= ± 1020″

5⁰*a*. Versuch Äthylalkohol gemischt mit Aq. dest.

Äthylalkohol 48 % vol. Proz.		let. E. Z.		± 10″ [1])
„ 24 % „ „		„ „	15—20″	= + 17½″
10 Teile 48 % „	+ 1 Teil $AlCl_3$ (1 %)	„ „		+ 10″
5 „ „ „	+ 1 „ „	„ „		± 10″
4 „ „ „	+ 1 „ „	„ „		± 10″
2 „ „ „	+ 1 „ „	„ „	10—15″	= ± 12½″
1 „ „ „	+ 1 „ „	„ „	20—25″	= ± 22½″

5⁰*b*. Äthylalkohol.

Äthylalcohol 32 % Vol. Proz.		let. E. Z.	10—15″	= ± 12½″
„ 16 % „ „		„ „ „	25—30″	= ± 27½″
1 Teil 32 % „	+ 1 Teil 1 % $AlCl_3$	„ „ „	40—45″	= ± 42½″

6⁰. Versuch Ätherwasser, Äther gemischt mit. Aq. dest.

Ätherwasser gesättigte Lösung ± 8½ Vol. %		let. E. Z.	110—130″	= ± 120″
10 Teil „ „ „	+ 1 Teil Wasser	„ „		± 5′
5 „ „ „ „	+ 1 „ 1 % $AlCl_3$	„ „	8—9′	= ± 8½′
1 „ „ „ „	+ 1 „ „	„ „	30—34′	= ± 32′

[1]) Bei dieser Methode ist die Bestimmung der let. Einwirkungszeit < 10″ nicht gut möglich.

7⁰. Versuch. Chloroformwasser, Chloroform gemischt mit Aq. dest.

Chloroformwasser gesätt. Lösung (± 0,4 Vol. %)				let. E. Z.	60—70″	= ± 65″
1 Teil	„	„	„ + 1 Teil Wasser	„ „	220—260″	= ± 240″
10 „	„	„	„ + 1 „ 1% $AlCl_3$	„ „	6—7′	= ± 390″
5 „	„	„	„ + 1 „ „	„ „	16—20′	= ± 18′
1 „	„	„	„ + 1 „ „	„ „	80—100′	= ± 90″

Bei allen untersuchten Giften übt also die 1 % Aluminiumchloridlösung 0,038 Mol. eine abschwächende Wirkung, wenigstens wird die Exosmose des Anthocyans verzögert. Die abschwächende Wirkung tritt ebenso gut bei dem Alkaloidsalz wie bei den indifferenten organischen Stoffen auf, das Mass der Abschwächung ist jedoch ausserordentlich verschieden. Diese Tatsache tritt am deutlichsten hervor, wenn wir berechnen wieviel die letale Einwirkungszeit vergrössert wird, wenn ich die Giftlösung nicht mit einer gleichen Menge Wasser, sondern mit einer gleich grossen Menge einprozentiger $AlCl_3$-lösung mische.

Bei Chininhydrochlorid wird die letale Zeit > 6480 Mal., bei Chloralhydrat ± 13 , Formaldehyd ± 2 , Amylalkohol ± 8 , Äthylalkohol 1,3 — 1,6 , Ätherwasser ± 6 , Chloroformwasser ± 83 vergrössert. Bei den indifferenten Stoffen kann von einer gegenseitigen Beeinflüssung der Aufnahmegeschwindigkeit zweier in gleichem Sinne geladener Ionen praktisch nicht die Rede sein [1]), es ist deshalb die Frage in welcher Weise die so verschiedene aber doch stets vorhandene Abschwächung zu erklären ist.

---

[1]) Es sei denn, dass man nach den neueren chemischen Betrachtungen über Hydrate und Oxoniumverbindungen (H. Jones Elemente of Physical Chemistry; Werner, Neuere Anschauungen auf dem Gebiete der organischen Chemie), die sogenannten indifferenten organischen Stoffe wie Äther, Formaldehyd und Chloralhydrat in Wasser gelöst ebenfalls als ionisiert betrachtet. Die Ionisierung ist jedoch ausserordentlich klein, sodass es sehr die Frage ist ob diese Tatsache hier eine Rolle spielt. S. unten.

Bevor ich auf die Sache zu reden komme will ich zuerst die Einwirkung einiger andrer Salze behandeln, ein Punkt lässt sich besser jedoch sofort besprechen, der grosse Gegensatz zwischen der entgiftenden Wirkung des Aluminiumchlorids auf Chininhydrochlorid einerseits und auf die andern Gifte andererseits. Durch Hinzufügung des Aluminiumchlorids wird die Dissoziation des Chininhydrochlorids zurückgedrängt (s. unten)[1]) und überdies reagiert eine Aluminiumchloridlösung durch hydrolytische Spaltung sauer, enthält also freie H-ionen und diese entfalten neben den Al-ionen ihre Wirkung. Ich verglich deshalb den Einfluss, den H-ionen auf die letale Wirkung verschiedener Gifte ausüben. Traube[2]) erwähnt, dass die Giftigkeit der Alkaloidsalze viel kleiner ist in saurer Lösung und in Übereinstimmung damit fand ich, dass die Giftigkeit der Chininhydrochloridlösung durch Hinzufügung von 1 % HCllösung (0,28 Mol) abgeschwächt wird. Die abschwächende Wirkung der H-ionen tritt jedoch gegen diejenige des Aluminiumions zurück.

1% Chininhydrochlorid	let E. Z.	15—20″ = 17½″
10 Teile 1% „ + 1 Teil 0,28 Mol HCl	„ „	25—50″ = 27½″
10 Teile 1% „ + 1 Teil 0,038 Mol $AlCl_3$	„ „	75—90″ = 87½″

Gegenüber Alkohol, Chloroform, Äther, Formaldehyd in wässeriger Lösung ist der Einfluss der H-ionen ein ganz anderer, in Bezug auf diese rufen sie eine Beschleunigung der Giftwirkung hervor, wie aus Unterstehendem deutlich sein wird.

10 cc. Wasser + 0,05 cc. 20 % HCl (also 0,1 % 0,028 Mol) ist bekanntlich eine giftige Lösung, denn nach den Untersuchungen von Kahlenberg und True[3])

---

[1]) Vergl. dazu B. Krönig und Th. Paul. Zeitschr. Hyg. Bd. XXIII 1897 über Abschwächung der Giftwirkung von Quecksilbersalzen.

[2]) Traube Biochem. Zeitsch. Bd. 42.

[3]) L. Kahlenberg und R. H. True. Botan. Gazette 1896. Vergl. auch Czapek. Biochem, 2e Aufl. § 7.

liegt der Grenzwert, bei welchem für mehrere Objekte der Zellentod mit Durchlässigkeit der Plasmahaut beobachtet ist, bei $\frac{N}{6400}$. Die letale Einwirkungszeit ist jedoch ziemlich lang, bei den benutzten Parenchymstückchen ($t = 13°$ C) 8—9 Minuten. Füge ich zu 10 cc. einer gesättigten Chloroformwasserlösung (let. E. Z. ± 65″) 0,05 cc. 20 % HCl. so wird die let. E. Z. 20—25″ = ± 22,5″, also fast dreimal kleiner. Dieselbe Abkürzung der let. E. Z. fand ich unter denselben Umständen bei gesättigtem Ätherwasser (3—4 Mal), bei 34 Vol % Formaldehydlösung (2—3 Mal), n. Amylalkohol (3 Mal), 32 % Äthylalkohol (3—4 Mal), 10 % Chloralhydrat (3 Mal) [1]).

Die andern starken mineralen Säuren üben denselben Einfluss, bei Essigsäure ist die beschleunigende Wirkung weniger hervortretend; dem Anschein nach durch schwächere Dissoziation.

Endler [2]) hat wahrscheinlich gemacht, dass die Änderung der Protoplasmapermeabilität durch Säure in erster Linie auf Umladung des Protoplasmas beruht, H. I. Waterman [3]) betrachtet die Wirkung der H-ionen als eine Ausflockung der die Hautschicht bildenden Kolloiden. Der erste Autor zeigte auch, dass durch die Gegenwart kleiner OH. Konzentrationen die Permeabilität der Plasmahaut für basische Farbstoffe erhöht, für Säure ge-

---

[1]) Bei Chloralhydrat kombinierte ich die abschwächende Wirkung der Aluminium-ionen, mit der verstärkenden der H-ionen und konstatierte, dass der Einfluss ersterer zurücktritt.

10 cc. 10 % Chloralhydrat		let. E. Z. 70—80″
10 cc. 10 % „	+ 0,05 cc. 20 % HCl	„ „ 20—30″
10 cc. 10 % „	+ 1 cc. 1 % $AlCl^3$	„ „ 150″
10 cc. 10 % „	+ 1 cc. „ + 0,05 cc. 20 % HCl	„ „ 30—35″

[2]) J. Endler, Durchtritt von Salzen durch das Protoplasma. Biochem. Zeitschr. Bd. 45. 1912.

[3]) H. I. Waterman. Diss. Delft 1913.

hemmt ist; dagegen fordern H-ionen den Durchtritt des Farbstoffanions und hemmen den des Farbstoffkations. Die oben beobachtete Verkürzung der let. E. Z., durch die Gegenwart der H-ionen scheint mir jedoch nicht in derselben Weise erklärbar. Betrachtet man z. B. Ätherwasser als ionisiert, so ist es nach den neueren chemischen Anschauungen eine Oxoniumbase und die Permeabilität dieser Körper musste nach den Betrachtungen Endlers durch H-ionen eben gehemmt und nicht erhöht werden. Jedenfalls ist es deutlich, dass die Wirkung der H-ionen auf Chininhydrochlorid eine entgegengesetzte ist als diejenige auf die übrigen Gifte und eigentümlich ist die Verstärkung der übrigen Gifte fast eben stark nl. ± 3 Mal so kurze letale Einwirkungszeit bei Hinzüfügung von 0,05 cc 20 % HCl zu 10 cc. Giftlösung.

Die Einwirkung der OH-ionen ist im Allgemeinen eine abschwächende. Ich fügte in derselben Weise zu 10 cc. der Giftlösung 0,2 cc. einer 16 % Na_2CO_3-lösung und beobachtete eine Verlängerung der let. E. Z. nl. bei Chloroformwasser 1½ bis 2 Mal, bei 48 % Äthylalkohol ± 2 Mal, bei Amylalkohol (gesättigte wässerige Lösung) ± 2 Mal, bei 10 % Chloralhydrat 1 bis 1½ Mal, bei 34 % Formaldehyd 1 bis 1½ Mal.

Bei Ätherwasser gab die Hinzufügung kein deutliches Resultat und bei 1 % Chininhydrochloridlösung verursacht sie sofortige Fällung des Chinins, sodass die let. E. Z. nicht bestimmt werden kann.

§ 4. Andere Kombinierte Einwirkungen.

Nicht nur Aluminiumsalze entfalten den organischen Giften gegenüber diese abschwächende Wirkung, ebenfalls die an und für sich so giftigen Kupfersalze haben denselben Einfluss. Die Tatsache lässt sich in derselben Weise demonstrieren.

a. Versuch 1% Chininhydrochlorid	let. E. Z. ($t = 13°$ C.)	15—20″	= ± 17,5″
0,5% „	„ „	22—28″	= ± 25″
10 Teile 1% „ + 1 Teil 0.8% Kupferacetat (0,04 Mol)		50—60″	= ± 55″
7 „ „ „ + 1 „ „		60—80″	= ± 70″
5 „ „ „ + 1 „ „		90—110″	= ± 100″
3 „ „ „ + 1 „ „		200—230″	= ± 215″
2 „ „ „ + 1 „ „		270—330″	= ± 300″
1 „ „ „ + 1 „ „		± 25′	= ± 1500″
b. Versuch mit 10% Chloralhydratlösung	let. E. Z.		= ± 40
5% „	„ „		= ± 90
10 Teile 10% „ + 1 Teil $CuSO_4$ (0,04 Mol)	„ „	150—170″	= ± 16
5 „ „ „ + 1 „ „		170—190″	= ± 18
3 „ „ „ + 1 „ „		215—225″	= ± 22
2 „ „ „ + 1 „ „		230—250″	= ± 24
1 „ „ „ + 1 „ „		300—330″	= ± 31

Wenn man wiederum die letale E. Z. einer Mischung gleicher Teile der Giftlösung mit Wasser und diejenige einer Mischung gleicher Teile Giftlösung mit 0,04 Mol Kupferlösung vergleicht so ist in letzterem Falle die Zeit bei Chininhydrochlorid 60 Mal und bei Chloralhydrat 3,5 Mal grösser. In den entsprechenden Fällen bei Mischung mit Aluminiumsalzlösung > 6480 und 13 Mal. Die Kupfersalze haben also dieselbe abschwächende Wirkung obschon viel weniger intensiv.

Damit ist natürlich durchaus nicht gesagt worden, dass für dieses Objekt die Kupfersalze nicht giftig sind, lediglich beweisen meine Versuche die Hemmung der Anthocyanexosmose durch Hinzufügung der Kupfersalze. Diese Exosmose wird durch die organischen Gifte, nicht durch die Kupfersalze hervorgerufen und die Versuche lassen also erkennen, dass die Wirkung der organischen Gifte langsamer auftritt bei Gegenwart der Kupferionen als ohne dieselben. In welcher Weise die Erklärung dieser Tatsache möglich ist, werde ich unten besprechen, jedoch hebe ich hervor dass Pulst[1]) aus seinen Versuchen mit Penicillium schliessen

[1]) C. Pulst. Jahrb. wiss. Botan. 1902.

konnte, dass Kupfersalze die Permeabilität der Plasmahaut ändern. Für die später studierte Einwirkung der andern Metallionen, welche obschon nicht so giftig, doch an und für sich schädlich sein können, gilt dasselbe.

Die Untersuchungen von Hibbard[1]) scheinen darauf hinzuweisen, dass auch umgekehrt von einer Abschwächung der Wirkung des Cu-ions durch organische Gifte, in casu Chloralhydrat die Rede sein kann. Als Massstab der Giftwirkung diente ein ganz anderes Objekt nl. der Zuwachs der Wurzeln von Pisum sativum und dieser Zuwachs ist nach genanntem Autor sowohl in $2{,}5 \times 10^{-6}$ Mol bis $3 \cdot 10^{-4}$ Mol $CuSO_4$, als in Chloralhydratlösung $\frac{M}{165} - \frac{M}{16500}$ sehr gering, in Mischungen beider Lösungen bedeutend grösser. Wenn dies zutreffen würde, so wäre diese Tatsache nicht in obengenannter Weise zu erklären; ich konnte jedoch bis jetzt diese Ergebnisse nicht bekommen, die Giftigkeit der Kupferionen, welche z. B. in Lösungen von $\frac{1}{15000}$ % $= 2{,}7 \cdot 10^{-6}$ Mol das Wachstum der Wurzeln einstellen, wurde durch Chloralhydrat nicht aufgehoben.

Chloroform und Ätherwasser gegenüber hat Hinzufügung einer 1 % $CuSO_4$ (0,04 Mol) Lösung ebenfalls eine deutliche abschwächende Wirkung (1 Teil Cu auf 10 Teile gesättigter Lösung von Chloroform und Ätherwasser). Gegenüber Formaldehyd (34 Vol %) und Äthylalkohol (48 Vol %) ist die 1 % Kupfersulfat (1 auf 10 Teile) fast wirkungslos.

In den obengenannten Arbeiten von B. Zehl und H. Nothman Zuckerkandl fand ich nur einzelne Fälle der kombinierten Einwirkung von organischen Giften

---

[1]) R. P. Hibbard. The antitoxic action of Chloralhydrate upon Coppersulphate. Centr. Bact. 2. 38. 1913.

und Metallionen erwähnt und diese bezogen sich auf ganz andere Objekte.

Ich prüfte die Sache etwas eingehender und verwendete die nachfolgenden Salzlösungen, 1 % (0,04 Mol) Aluminiumchlorid, 1,1 % (0,04 Mol) Zinksulfat, 1 % (0,04 Mol) Kobaltchlorür $CoCl_2$ 6 aq, 0,8 % (0,04 Mol) Manganazetat $Mn(CH_3COO)_2$, 0,24 % (0,04 Mol) Natriumchlorid, 0,2 % (0,04 Mol) Kaliumnitrat. Am deutlichsten werden die Ergebnisse wenn ich die letale Einwirkungszeit der Giftlösung mit derjenigen einer Kombination von 10 Teilen Giftlösung und 1 Teil Salzlösung vergleiche.

1er Versuch.	$\frac{1}{10}$ Teil	$AlCl_3$	110—120″	6,6	Mal
1 % Chininhydrochlorid let. E. Z. 15—20″ +	„ „	$ZnSO_4$	— [1])		
	„ „	$CoCl_2$	30—34″	1,8	„
	„ „	Mn acet.	40—45″	2,4	„
	„ „	NaCl	20—25″	1,3	„
	„ „	KNO_3	17—21″	1.1	„[2])
2er Versuch.	$\frac{1}{10}$ Teil	$AlCl_3$	79—83″	2,5	Mal
10 % Chloralhydrat let. E. Z. 30—35″ +	„ „	$ZnSO_4$	55—65″	1,8	„
	„ „	$CoCl_2$	55—65″	1,8	„
	„ „	Mn acet.	53—58″	1,7	„
	„ „	NaCl	32—37″	1,1	„
	„ „	KNO_3	32—37″	1,1	„
3er Versuch.	$\frac{1}{10}$ Teil	$AlCl_3$	230—240″	3,6	Mal
n. Amylalkohol ges. Lösung let. E. Z. 60—70″ +	„ „	$ZnSO_4$	135—145″	2,2	„
	„ „	$CoCl_2$	150—160″	2,4	„
	„ „	Mn acet.	125—135″	2,0	„
	„ „	NaCl	60—70″	1,0	„
	„ „	KNO_3	60—70″	1,0	„

---

[1]) $ZnSO_4$ gibt mit Chininhydrochlorid eine Fällung des Chinins.

[2]) Hier prüfte ich auch KCl und $NaNO_3$-lösungen 0,04 Mol und fand nur erstere wirksam.

4er Versuch.

Chloroformwasser gesätt. Lösung 12° C. + let. E. Z. 60—70″

$\frac{1}{10}$ Teil	$AlCl_3$	210—290″	3,4 Mal
„ „	$ZnSO_4$	140—160″	2,3 „
„ „	$CoCl_2$	120—130″	1,9 „
„ „	Mn acet.	110—120″	1,8 „
„ „	NaCl	65—75″	1,1 „
„ „	KNO_3	60—70″	1,0 „

5er Versuch.

Ätherwasser gesätt. + 12° C. let. E. Z. ± 2′

$\frac{1}{10}$ Teil	$AlCl_3$	> 5	Mal
„ „	$ZnSO_4$	> 4	„
„ „	$CoCl_2$	> 4	„
„ „	Mn acet.	> 4	„
„ „	NaCl	± 2	„

Bei 34 Vol % Formaldehydlösung war die Abschwächung zu undeutlich wenn nur 1 Teil Salzlösung hinzugefügt wurde, ich mischte deshalb die Giftlösung mit einer gleichen Quantität Salzlösung und verglich dann die let. E. Z. mit derjenigen einer Mischung von gleichen Teilen Giftlösung und Wasser.

6er Versuch.

Formaldehydlösung 34% + gleicher Quant. Wasser let. E. Z. 100—110″

gleiche Quant.	$AlCl_3$ lös.	160—170″	1,5 Mal
„	$ZnSO_4$	150—120″	1,1 „
	$CoCl_2$	— [1])	
	Mn acet.	110—120″	1,1
	NaCl	95—105	1

In allen untersuchten Fällen verursachte die Hinzufügung von Zink-, Kobalt- und Mangansalz eine Abschwächung der Giftwirkung, eine Abschwächung die jedoch hinter der Wirkung des Aluminiumsalzes zurücktrat. Der Einfluss des Natrium- und Kaliumsalzes war nur bei dem Chininhydrochlorid deutlich, und zwar lediglich bei den Chloriden, sodass diese Abschwächung in erster Linie nicht den Na-

---

[1]) Die Färbung des Kobaltsalzes macht die Beobachtung der Exosmose des Anthocyans unmöglich.

und K-ionen sondern dem Cl-ion durch Zurückdrängung der Dissoziation des Chininsalzes zuzuschreiben ist [1]).

Dieses Resultat weicht also von demjenigen ab, welches H. Nothman-Zuckerkandl erhielt, als sie die Einwirkung der Kombination auf die Protoplasmaströmung studierte. In diesen Versuchen gab Mangansulfat bei Chloralhydrat und Chloroformlösung keine Abschwächung, ebensowenig Aluminiumnitrat bei Alkoholen, Ergebnisse welche Verfasserin darauf zurückführt, dass eine Permeabilitätsänderung der Plasmahaut bei diesen Stoffen nicht zustande kommt, weil sie infolge ihrer stärkeren Adsorbierbarkeit die Salze verdrängen. In den von mir beobachteten Fällen war dieser Gegensatz zwischen Chloroform und Chloralhydrat einerseits und den übrigen Stoffen andererseits nicht zu beobachten, überall trat Hemmung der Giftwirkung ein, bei dem dreiwertigen Kation Al stärker als bei den zweiwertigen Zn, Co, Mn und Cu, dagegen war Hinzufügung der einwertigen ohne deutlichen Einfluss [2]).

Dieses Resultat ist also dasselbe, das Jacques Loeb früher beim Studium der antagonistischen Ioneneinwirkung erhielt und die Tatsache zeigt eine bemerkenswerte Übereinstimmung mit der Ionenadsorbierbarkeit, welche nach H. Freundlich [3]) in erster Linie von ihrer Wertigkeit abhängt und zwar derart dass die mehrwertigen stärker adsorbiert werden als die einwertigen. Die Adsorption des einen Stoffes wird durch die Anwesenheit eines andern nach Massstab von dessen Adsorption zurückgedrängt, sodass es auf der Hand liegt, hier, sowie in obengenannter Arbeit Szücs, die Abschwächung der Giftwirkung durch Erniedrigung der Adsorption zu erklären.

---

[1]) In starker Konzentration, 1 Mol, hat KNO_3 eine obschon unbedeutende Abschwächung zu Folge.

[2]) In Bezug auf Chininhydrochlorid vergleiche das Obengesagte.

[3]) H. Freundlich. Über Kolloidfällung und Adsorption. Kolloid. Zeitschrift I 1906—1907.

Ob neben dieser Wirkung auch andere mitspielen und dadurch der so verschiedene Einfluss eines und desselben Ions verschiedenen Giften gegenüber zu erklären sei, bleibt vorläufig noch eine offene Frage [1]). Dass eine Beziehung zur Änderung der Oberflächenspannung, welche bekanntlich nach den Untersuchungen Czapeks [2]) und Traubes [3]) so grossen Einfluss auf die narkotische Wirkung hat, vorliegen wurde war nicht unmöglich. Ich untersuchte deshalb mittelst des Kapillarmanometers ob Veränderungen der Oberflächespannung der verschiedenen Giftlösungen nach Hinzufügung der Salzlösungen statt fanden. Das Resultat war negativ; Vergleichung der Oberflächespannung der verschiedenen Giftstoffe, wenn sie einerseits mit einer gleichen Quantität aq. dest., anderseits mit einer 1 % $AlCl^3$-lösung gemischt wurden, ergab, dass die Spannung nur innerhalb der Fehlergrenzen schwankte, sodass die Hemmung der Giftwirkung mit der Oberflächespannung nichts zu schaffen hat [4]).

[1]) Eine Kombination der organischen Gifte unter einander gab keine Wirkung z. B. 10 % Chloralhydrat l. E. Z. ± 40″, 5 % Choralhydrat ± 90″, 1 % Chininhydrochlorid l. E. Z. ± 18″, 0,5 % Chininhydrochlorid ± 27″. Gleiche Teile 10 % Chloralhydrat und 1,0 % Chininhydrochlorid ± 25″.

Der abschwächenden Wirkung des $AlCl_3$ tritt die Permeabilitätbeschleunigende Wirkung des H_2O_2 welche Szücs erwähnt (l. c.) nur in sehr beschränktem Masse entgegen.

z. B. eine 1 % Chininhydrochlorid hat let. E. Z. 25″.

eine Mischung von 10 Teilen 1 % Chininhydr. + 1 Teil $AlCl^3$ + 1/10 Teil 10 % H_2O_2 lösung hat l. E. Z. 160″.

Weil jedoch Szücs neue Untersuchungen über die H_2O_2 Einwirkung in Aussicht gestellt hat, habe ich dieses Thema nicht weiter verfolgt.

[2]) F. Czapek. Ber. d. d. bot. Ges. 1910.

[3]) J. Traube. Theorie der Narkose. Pflügers Archiv. Bd. 153. 1913.

[4]) Die Versuche wurden mittelst Czapeks Kapillarmanometer, nach den Angaben GrafesE (rnährphysiologisches Praktikum höherer Pflanzen) angestellt.

Devaux[1]) hat uns damit bekannt gemacht, dass die Zellwände Metalle wie Cu, Pb, Co, K, Ca u. s. w. adsorbieren und das eine fixierte Metall von einem andern verdrängt werden kann. Unzweifelbar wird die Kombination der organischen Gifte und Metallsalze ebenfalls auf die Zellwände einwirken, hier ist dies jedoch Nebensache und Einwirkung auf die Plasmakolloide Hauptsache, denn die Permeabilität letzterer beherrscht die Anthocyanexosmose, welche als Todeskriterium benutzt wurde. z. B. ist nach Untersuchungen von Hansteen Cranner[2]) schon eine sehr verdünnte Magnesiumnitratlösung 0,005% schädlich für die jungen Zellwandungen der Wurzel und zerstört sie, während ich mit einer 0,1 % Lösung durchaus keine Exosmose des Anthocyans aus den Parenchymzellen der Rübe herrvorufen konnte. Wenn hier die Magnesiumnitratlösung Veränderungen in der Zellwandung verursacht, so sind diese ganz anders als in den jungen Wurzeln.

Bei Einwirkung der organischen Gifte wird durch Hinzufügung der Metallsalze die Anthocyanexosmose zwar weitgehend verzögert, jedoch nicht gehemmt[3]), wenigstens bei den benutzten Konzentrationen. Also wird zuletzt dennoch der Zustand erreicht, bei welchem die Umwandlung der lyophilen Kolloide in lyophobe stattfindet. Dabei wird sowie oben schon hervorgehoben, wahrscheinlich in

[1]) H. Devaux. Généralité de la fixation des métaux par la paroi cellulaire. Compt. Rend. T. 133. 1901 et. Comparaison des pouvoirs absorbants der parois cellulaires. Proc verb. Soc. d. Sc. phys. et. nat. Bordeaux 1903—1904.

[2]) B. Hansteen Cranner. Jahrb. f. wiss. Bot. 1910. Über das Verhalten der Kulturpflanzen zu den Bodensalzen.

Als ich meine Arbeit schon abgeschlossen hatte, erhielt ich Einsicht von dem dritten Teil dieser interessanten Arbeit (Jahrb. f. Wiss. Botanik Bd. LIII, der leider nicht mehr berücksichtigt werden konnte.

[3]) Nur bei der Kombination von $AlCl_3$ und Chininlösung tritt Hemmung der Exosmose auf, sobald die Aluminiumsalz-Konzentration $\pm$ 0,01 Mol. überschreitet.

erster Linie bei den Lipoidhydrosolen das Bindungswasser auf dem die Hydrophilie beruhte durch die Giftstoffe verdrängt und also durch Zunahme des freien Wassers grössere Permeabilität verursacht.

§ 5. Letale Einwirkung bei variabler Temperatur.

Untersucht man für eine selbe Lösung die letale Einwirkungszeit bei variabler Temperatur, dann können wir, sowie ich schon in der ersten Arbeit dargelegt habe, sagen, dass die letale Einwirkungszeit der Schnelligkeit der Prozesse, die den Tod hervorrufen, umgekehrt proportional ist und also von Prozessen reden, deren Schnelligkeitssteigerung bei Temperaturintervallen von 10° C. beobachtet und durch Temperaturkoeffizienten ausgedrückt wird.

Für das Parenchym aus Beta vulgaris prüfte ich dies bei der Einwirkung einer 0,3 % Lösung (0,0076 Mol) Chininhydrochlorid.

0°—1° C	7—7½″	= ± 435″
5°—6° C	3½—4″	= ± 225″
10°—11° C	110—130″	= ± 120″
15—16° C	85—90″	= ± 87½″
20—21° C	50—55″	= ± 52½″
25—26° C	40—45″	= ± 42½″
30—31° C	22—28″	= ± 25″
35—36° C	16—20″	= ± 18″
40—41° C	10—14″	= ± 12″

Die Temperaturkoeffizienten sind also

½—10½° C = 3,6 [1])

5½—15½° C = 2,6

---

[1]) Der Gefrierpunkt liegt ± 2° C. unter Null (Vergl. N. A. Maximow. Experimentelle und krit. Unters. über das Gefrieren u. Erfrieren: Jahrb. f. wiss. Bot. 1914.

$10\frac{1}{2}$—$20\frac{1}{2}$° C = 2,3
$15\frac{1}{2}$—$25\frac{1}{2}$° C = 2,1
$20\frac{1}{2}$—$30\frac{1}{2}$° C = 2,1
$25\frac{1}{2}$—$35\frac{1}{2}$° C = 2,3
$30\frac{1}{2}$—$40\frac{1}{2}$° C = 2,1

In Übereinstimmung mit den Betrachtungen Cohen Stuarts[1]) findet man hier Temperaturkoeffiziente welche bei Steigender Temperatur kleiner werden und besonders bei Temperaturen zwischen 0° und 10° C. gross sind, eine Tatsache welche genannter Autor mit der Zunahme der inneren Reibung der Emulsionskolloide bei dieser Temperatur in Zusammenhang bringen will.

Die Koeffiziente sind jedoch stets grösser als 2, ein auffallender Unterschied mit dem Koeffizient 1,10—1,17, welchen ich früher bei letaler Einwirkung des Chloroformdampfes auf diesem Objekte konstatierte. Dieser Koeffizient deutete auf eine Diffusionsgeschwindigkeit und wies auf eine Reaktion in einem heterogenen System hin. Dafür könnte sowohl die Heterogenität des Systems der Emulsionskolloide als die Heterogenität des Protoplasmas und der Zellwandung in Bezug auf den Chloroformdampf verantwortlich sein. Eine Entscheidung zwischen beiden Möglichkeiten war zu treffen wenn es gelang die Temperaturkoeffiziente einer wässerigen Chloroformlösung zu bestimmen.

Dazu benutzte ich die Einwirkung einer Lösung von 6 Gr.-Chloroform auf ein Liter = 0,6 % = 0,050 N.

Letale Einwirkungszeit bei 9° C. 180—240″ = ± 210″
„ „ „ 19° C. 70—120″ = ± 95″

---

[1]) C. P. Cohen Stuart. Een studie over temperatuurcoefficienten en de regel van Van 't Hoff. Versl. Kon. Ak. v. Wetenschappen 1912. Amsterdam. Vergl. dazu auch J. E. v. Amstel, de Temperatuursinvloed op physiologische Processen.

Temperaturkoeffizient = ± 2,3 [1]).

Der niederige Temperaturkoeffizient in meiner vorigen Mitteilung rührt also davon her, das der Chloroform in Dampfzustand einwirkte.

Zusammenfassung.

Die Giftwirkung verschieden konzentrierter Chininhydrochlorid- und Chloralhydratlösung kann für das Wurzelparenchym von Beta vulgaris nur innerhalb sehr enger Grenzen durch die Giftigheitsisotherme $\frac{1}{t} = kc^p$ vorgestellt werden; bei grösserer Verdünning braucht das Gift eine viel längere Zeit zur letalen Einwirkung. Die Werte des Exponenten p variieren bei der Chininlösung zwischen 0,76 und 4, bei der Chloralhydratlösung zwischen 1 und 2, beide zunehmend mit der Verdünnung.

Die Temperaturkoeffiziente der letalen Einwirkung von Chininhydrochlorid auf das Parenchym liegen für Temperaturen von 0° C. bis 40° C. zwischen 2,0 und 3,6; sie werden bei steigender Temperatur kleiner und sind am grössten zwischen 0—10° C.

Der Temperaturkoeffizient für die Einwirkung einer wässerigen Chloroformlösung ist zwischen 9 und 19° C. ± 2,3, der früher beobachtete Koeffizient 1,13—1,21 bei Chloroformdampfeinwirkung wird durch die Heterogenität des Protoplasmas und der Zellwandung in Bezug auf den Chloroformdampf hervorgerufen.

Bei Kombination der Einwirkung einer wässerigen Lösung verschiedener organischen Gifte (Chininhydrochlorid,

[1]) Bei der Einwirkung einer 2,5% Lösung von n. Amylalcohol (0,28 Mol) fand ich zwischen 9—19° C. den Koeffizient 2,3, bei der Einwirking einer 36% Aethylalkohollösung 2,0, und bei Einwirkung einer 48% Lösung zwischen 1 und 11° C. 4,3

Chloralhydrat, Formaldehyd, n. Amylalkohol, Äthylalkohol, Äther und Chloroform) und einiger organischen Salze von Natrium, Kalium, Aluminium, Kupfer, Kobalt, Mangan und Zink, wurden folgende Resultate erhalten.

Die Giftwirkung der organischen Stoffe, gemessen durch die zur Anthocyanexosmose erforderliche Zeit, wird durch die mehrwertigen Metallionen, ebenfalls durch das so giftige Cu-ion in allen Fällen abgeschwächt. Durch das dreiwertige Al-ion ist die Abschwächung stärker als durch die zweiwertigen, die einwertigen sind dem Anschein nach fast ohne Einfluss [1]). Die erhaltene Verzögerung der Anthocyanexosmose wechselt bei den verschiedenen Giftstoffen ausserordentlich, bei Chininhydrochlorid am stärksten und viel stärker als bei allen übrigen, ist sie bei Äthylalkohol und Formaldehyd am wenigsten. Diese Tatsachen sind am besten in erster Linie auf eine Erniedrigung der Giftadsorption unterm Einfluss der mehrwertigen Metallionen zurückzuführen. Vielleicht spielen noch andere Faktore eine Rolle und rufen das so verschiedene Mass der Abschwächung hervor. Der Gegensatz bei Hinzufügung von $AlCl_3$ zwischen Chininhydrochlorid einerseits und die übrigen Gifte andererseits, lässt sich zum Teil dadurch erklären, dass die $AlCl_3$ Lösung freie H-ionen enthält und diese die Wirkung des Chinins verzögern, die der übrigen Gifte beschleunigen, zum Teil darauf zurückführen, dass die Chlorionen die Dissoziation des Chininsalzes zurückdrangen. Letzteres erklärt ebenfalls den Gegensatz zwischen KCl und NaCl einerseits und KNO_3 und $NaNO_3$ andererseits, nur die ersteren Salze haben abschwächende Wirkung (vergl. oben).

Hinzufügung von Hydroxylionen verzögert im Allgemeinen die Giftwirkung; beim Chininsalz erfolgt die Wirkung

---

[1]) Die Giftwirkung der Ionen an und für sich bleibt hier ausser Betracht (s. oben).

durch die Fällung des Chinins, ist also eine ganz andere Sache. Vergleichung der Oberflächespannung der verschiedenen Giftstoffe (mittelst Czapeks Kapillarmanometer) wenn sie entweder mit einer gleichen Quantität aq. dest, oder mit einer 1 % $AlCl_3$ lösung gemischt wurde, ergab, dass die Spannung nur innerhalb sehr engen Grenzen schwankte, sodass die Hemmung der Giftwirkung nichts mit Änderung der Oberflächespannung zu schaffen hat. Die kombinierte Wirkung der Giftstoffe und Salze erstreckt sich sowohl auf Zellmembran als Protoplasmakolloide, die Veränderung letzterer verursacht die Anthocyanexosmose. Innerhalb der benutzten Konzentrationen wird die Giftadsorption durch Hinzufügung der Metallsalze nur verzögert, nicht gehemmt, sodass zuletzt eine Umwandlung der lyophilen Kolloide in lyophobe stattfindet. Bei Einwirkung der organischen Giftstoffe kann man sich in Anschluss an der Meinung S. Loewes denken, dass diese Änderung insbesondere die Lipoidhydrosole trifft; im Gegensatz zum Narkosezustand jedoch Verdrängung des Bindungswassers auf dem die Hydrophilie beruhte verursacht und irreversibel ist. Die Verdrängung des Bindungswassers ruft eine Zunahme des freien Wassers mit Vergrösserung der Permeabilität hervor, sodass Exosmose eintritt.

Amersfoort, Mai 1914.

Über die Wachsthumsweise und über den Dimorphismus der Blätter von Strutanthus flexicaulis Mart.

von

Z. KAMERLING.

In Brasiliën begegnet man sehr häufig verschiedene *Strutanthus*arten welche eine, von den auf Java vorkom-

Fig. 1. Junge Pflanze des *Strutanthus flexicaulis* auf eine *Citrus*art. (Verkleinert).

menden *Loranthaceën* sehr verschiedene Wachsthumsweise zeigen. In Campos hatte ich täglich Gelegenheit eine,

Fig. 2[1]). Stück eines Astes des *Strutanthus flexicaulis*: mit den Haftwurzeln.
(etwas verkleinert.)

an den kleinen gelben Beeren leicht kenntliche Art dieser Gattung, wahrscheinlich die *Strutanthus flexicaulis* Mart. zu beobachten.

Die Keimung verläuft in gewöhnlicher Weise; es entsteht jedoch an der Wirthpflanze meistens kein Verwachsungsknoten, wie solches z. B. bei der brasilianischen *Loranthus (Psittacanthus) dichrous* Mart. und bei der javanischen *Loranthus pentandrus* fast immer der Fall ist.

Die Jugendblätter sind schmal, mehr weniger gekrümmt, linealisch, fleischig, isolateral gebaut; nachher entwickeln sich breitere, zugespitzt eiförmige, bilaterale, nicht fleischige Blätter.

In der Jugend bildet die Pflanze aus der Stammbasis zahlreiche auslaüferähnliche Organe, welche den Ast der Nährpflanze entlang kriechen und sich hier und dort anhaften. In Fig. 1 ist eine solche junge Pflanze abgebildet. An der Basis des nach unten gerichteten Zweiges sieht man noch die schmalen Jugendblätter. Nachher breitet die Pflanze sich sehr schnell aus und bildet lange, dünne

[1]) Fig. 1 und 2 sind entnommen worden aus einem, in portugiesischer Sprache publizirten populären Aufsatz: *Inimigos das nossas arvores fructiferas.* Boletim do Ministerio da Agricultura, Industria e Commercio, Rio de Janeiro 1912.

Aeste welche zwischen und über die beblätterten Zweigen der Nährpflanze kriechen und sich durch zahlreiche, adventivwurzelähnliche Organe anhaften.

In der Fig. 2 ist ein Stück von einem solchen Ast abgebildet. Die Haftwurzel bilden häufig Ringe um die Aeste des Wirthes, verschmelzen auch hin und wieder mit einander oder haften sich an den Aesten der Mutterpflanze; es wird in dieser Weise die Krone der befallenen Pflanze von einem unentwirrbaren Netze übersponnen. Oft habe ich verschiedenartige *Citrus*bäume, Exemplare von *Murraya exotica* und sogar sehr grosze Exemplare von *Eugenia Jambolanum* gesehen deren Krone fast ganz und gar überwuchert und übersponnen war von diesem Parasiten. Der befallene Baum stirbt unter solchen Umständen in wenigen Jahren ab.

Die Aeste des Parasiten kriechen vielfach über die Oberfläche der Krone der Wirthpflanzen und offenbar sagen Bäume und Sträucher mit dichter, fester Krone, wie dieses gerade bei *Murraya exotica* und *Eugenia Jambolanum* der Fall ist, dieser Art am meisten zu.

Strutanthus flexicaulis war in Campos ausserordentlich gemein und kam fast überall in den Hecken und Gärten vor. Jedenfalls ist diese Art unverhältnissmässig schädlicher als die, sonst auch in Campos sehr häufige *Loranthus dichrous* oder die auf Java sehr allgemein verbreitete *Loranthus pentandrus*.

Die Haftwurzeln haften sich auch, ausnahmsweise, an Blättern der Nährpflanzen und nehmen wohl auch hieraus Wasser und Nährsalze auf. Das von Griffith [1]) als sehr seltene Ausnahme erwähnte Vorkommen von Loranthaceën

---

[1]) Eichler *Loranthaceae* in *Flora Brasiliensis*. „Partes lignosas, „truncum ramosque incolunt, forte etiam radices (quaedam terrestres, „autotrophae), exceptione rarissima Griffith super folium Guttiferae „Loranthum juvenilem (probaliter autem mox periturum) vidit."

auf Blättern bezieht sich auf eine Keimpflanze welche sich auf ein Blatt entwickelt hatte und nicht auf den Fall dass die Wurzel von Strutanthusarten sich an Blättern der Wirthpflanzen haften.

Auch auf Bambubüsche habe ich diese Art in Campos beobachtet, sich mit den Haftwurzeln und den auslaüferähnlichen Organen eng an den dünnen Zweigen anlegend und diese, stellenweise, mantelähnlich umspinnend. Die auf Bambu wahrgenommene *Strutanthus*exemplare zeigten allerdings kein sehr üppiges Wachsthum, das grösste Exemplar war jedoch ein ziemlich dichter, fruchttragender Busch von cerca 80 centimeter Durchmesser, dessen Alter ich auf vier bis fünf Jahre abschätzte.

Strutanthus fühlt sich offenbahr nicht sehr wohl auf diese holzige, monocotyle Wirthpflanze. Wahrscheinlich bekommt sie keinen direkten Anschluss an die Wasserbahnen des Wirthes und ist zur Deckung ihres Wasserbedarfs auf die Vermittelung des Grundgewebes und der Epidermis angewiesen. Die Wachsthumsweise des *Strutanthus* ist für eine üppige Entwicklung auf Bambu auch nicht sehr geeignet, die lange, dünne schlaffe Aeste des Parasiten rutschen wohl vielfach zwischen den dünnen Zweigen und hängenden Blättern des Bambus herunter und verfehlen also haüfig die Gelegenheit sich an den Zweigen der Nährpflanze an zu haften.

Eichler [1]) erwähnt nur das Vorkommen der *Loranthaceën* auf *Coniferen* und *Dicotylen*.

Körnicke [2]), welcher viele neuere Literaturangaben

---

[1]) Eichler in Flora Brasiliensis. „Loranthaceas haud indiscrimi-„natim in omnibus stirpibus vivere, sed delectum facere, cognitum est. „Cryptogamas, Monocotyleas et Dicotyleas annuas prorsus fugere „videntur, hucusque solummodo in Dicotyleis perennantibus et in Coni-„feris repertae."

[2]) Körnicke Biologische Studiën an Loranthaceën. Annales du Jardin botanique de Buitenzorg. 3e Supplément 2e Partie 1910.

bringt, hat selbst das Vorkommen von *Loranthus* auf *Cordyline* und auf den Blättern und Luftwurzeln einer epiphytischen Orchidee beobachtet und erwähnt dieses als grosse Seltenheit.

Auch auf *Pandanus* habe ich in botanischen Garten zu Rio de Janeiro kleine Exemplare von *Strutanthus flexicaulis* (oder eine verwandte Art) beobachtet. Wahrscheinlich ist keine einzige holzige Pflanze sicher vor einen gelegentlichen Angriff von diesem Parasiten. *Strutanthus flexicaulis* und seine nächsten Verwandten sind wohl von allen *Loranthaceën* am wenigsten wählerisch, was die Nährpflanzen betrifft.

Ein Querschnitt durch die langen, schmalen, fleischigen Jugendblätter des *Strutanthus flexicaulis* zeigt uns (Fig. 3)

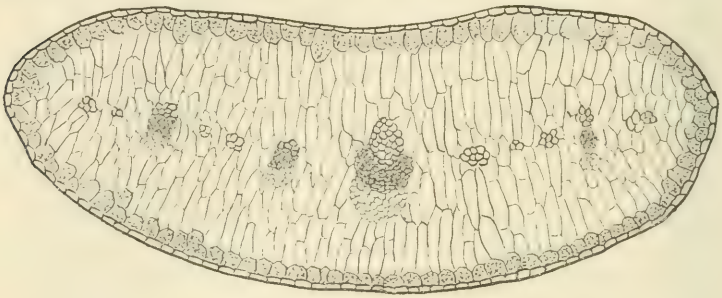


Fig. 3. Querschnitt durch ein isolaterales Jugendblatt von *Strutanthus flexicaulis.*

unter die Epidermis eine einzellige Schicht Palissadenparenchym und im Innern ein sehr stark entwickeltes Wassergewebe, dem die Gefässbündel eingelagert sind. Der Holztheil der Gefässbündel ist ziemlich stark entwickelt, dem Siebtheil ist auf der Aussenseite ein Faserbündel angelagert. Es giebt ausser der normalen, aus Xylem, Phloem und mechanischem Gewebe aufgebauten Gefässbündel auch kleinere Tracheïdenbündel, dem sich stellenweise Speichertracheïden anschliessen.

Der Zellinhalt der Palisadenzellen ist am Alcoholmaterial bräunlich gefärbt. Diese Farbe wird bedingt durch einen reichlichen Gerbstoffgehalt der sich vorwiegend in den Palissadenzellen und in geringerer Menge in einzelnen Zellen des Wassergewebes findet.

Ein Querschnitt durch ein normales bilaterales Blatt derselben Art zeigt (Fig. 4) auf der oberen Seite eine doppelte Zellschicht Palissaden- und darunter Schwammparenchym. Der Zellinhalt des Palissaden- und der aüsseren Schichten des Schwammparenchyms ist am Alcoholmaterial gleichfalls braünlich gefärbt. Auch hier zeigt sich eine

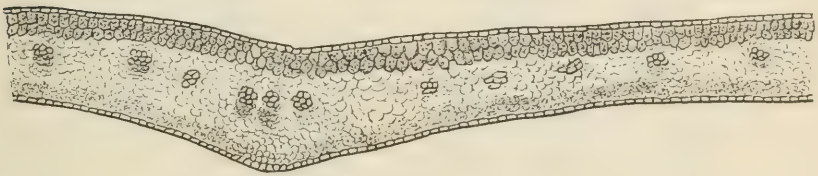


Fig. 4. Querschnitt durch ein bilaterales, normales Blatt von *Strutanthus flexicaulis.*

starke Gerbstoffreaktion. Die Epidermiszellen enthalten keinen Gerbstoff, auch die meiste Schwammparenchymzellen aus dem Innern sind gerbstofffrei.

Die Zahl der Gefässbündel im bilateralen Blatt ist bedeutend und zwischen den normalen Gefässbündeln kommen kleinere, nur aus Tracheïden aufgebaute Bündel vor.

An Schnitten parallel der Oberfläche des Blattes findet man am isolateralen Jugendblatte beiderseits eine grosze Anzahl Spaltöffnungen; im Durchschnitt fand ich deren 130 pro Quadratmillimeter.

Am bilateralen Blatte findet man an der Unterseite zahlreiche, an der Oberseite spärliche Spaltöffnungen, ich fand durchschnittlich 152 an der Unterseite, 29 an der Oberseite.

Vergleicht man diese Zahlen mit den von Haberlandt [1]) erwähnten, so stellt es sich heraus dass die Zahl der Spaltöffnungen bei *Strutanthus* viel grösser ist als bei typischen Xerophyten. Für Sedum acre giebt Haberlandt an, pro Quadratmillimeter 21 an der Oberseite und 14 an der Unterseite, für *Sempervivum tectorum* noch weniger.

Auch im Vergleich zu epiphytischen Orchideën ist die grosse Zahl der Spaltöffnungen an den *Strutanthus*-blätter sehr auffällig. Die Zahl der Stomata von *Strutanthus* übertrifft die von *Triticum sativum* und *Avena sativa*

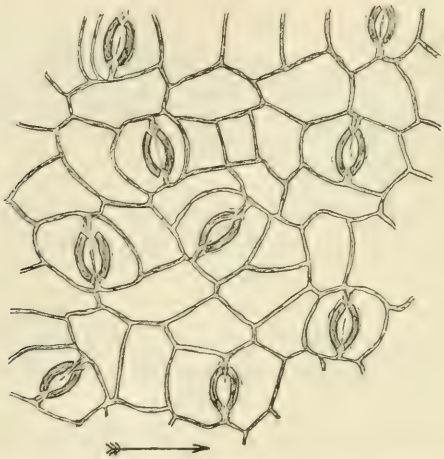


Fig. 5. Epidermis der Blattunterseite des bilateralen Blattes von *Strutanthus flexicaulis*.
Der Pfeil giebt die Richtung der Längenachse des Blattes an.

bedeutend und bleibt nicht sehr weit bei den Zahlen für Obstbaümen, wie *Prunus domestica* und *Pirus malus* zurück.

Die Spaltöffnungen zeigen an dem isolateralen Jugendblatte eine eigenthümliche Orientirung, die Spalte ist nicht

[1]) Haberlandt Physiologische Pflanzenanatomie. Zweite Auflage Seite 405.

der Längenachse des Blattes parallel sondern senkrecht darauf gerichtet. Diese eigenthümliche Orientirung kommt auch an den Blättern und Stengeln von *Viscum album* und wohl auch bei allen anderen Stengeln und in der Länge gestreckten Blättern der *Loranthaceën* [1]) vor.

An den breiten, bilateralen Blättern von *Strutanthus flexicaulis* ist diese Querstellung der Spaltöffnungen zwar angedeutet (Fig. 5), aber viel weniger ausgeprägt als an den schmalen Jugendblättern.

Die Spaltöffnungen von *Strutanthus* zeigen an dem Schnitte parallel der Oberfläche eine deutliche Cuticulaleiste welche aus zwei, ziemlich stark gebogenen, gegenseitig relativ freien Hälften besteht. Bei tieferer Einstellung sieht man unter dem Niveau der Epidermisoberfläche die eigentliche Centralspalte zwischen den beiden Schliesszellen. In den Flächenschnitten sieht man sonst die Schliesszellen nicht, da diese von der Cuticulaleiste verdeckt werden; man sieht nur die groszen, den sonstigen Epidermiszellen mehr oder weniger ähnlichen Nebenzellen.

Fig. 6. Aus einem Querschnitt durch ein isolaterales Jugendblatt. Spaltöffnung parallel der Spalte getroffen.

Fig. 6 zeigt einen Theil eines Querschnittes durch ein isolaterales Jugendblatt, mit einer, parallel der Spalte

---

[1]) Engler Loranthaceae. in Engler und Prantl. Natürliche Pflanzenfamiliën. Die Querstellung der Spaltöffnungen wird z. B. auch speziell erwähnt von *Reiche* Bau und Leben der chilenischen Loranthacee Phrygilanthus aphyllus. Flora 1914. Sonst kommt Querstellung der Spaltöffnungen relativ selten vor. z. B. noch bei Casuarina (Löw), bei Colletia (Pfitzer), bei Cassytha filiformis und Rhipsalis Cassytha.

durchschnittene Spaltöffnung woran die Athemhöhle, die eigenthümliche hantelförmige Gestalt der Schliesszellen und die Cuticulaleiste auffallen. Die, spärliche Chlorophyllkörner enthaltende Zellen des Wassergewebes zeigen, in den senkrecht zur Oberfläche orientierten Wänden, die bekannte Faltenbildung.

In Fig. 7 ist ein Theil eines Querschnittes durch ein normales bilaterales Blatt gezeichnet. Man sieht die sehr niedrigen, dicht zusammenschliessenden Palissadenzellen und das lockere Schwammparenchym, dem eine, allseitig von lebenden Zellen umschlossene Tracheïde eingelagert ist.

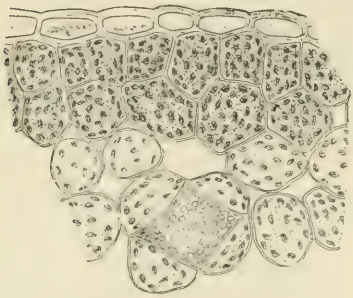


Fig. 7. Aus einem Querschnitt durch ein normales, bilaterales Blatt. Oberseite Palissadenparenchym und Schwammparenchym mit eingelagerter Tracheïde.

Längsschitte durch die Blätter geben einen besseren Einblick im Bau der Stomata. Fig. 8 stellt eine solche dar von dem isolateralen Jugendblatte, Fig. 9 von dem bilateralen normalen Blatte, beide senkrecht zur Spalte durchschnitten.

Fig. 8. Aus einem Längsschnitt durch ein isolaterales Jugendblatt. Spaltöffnung senkrecht zur Spalte getroffen.

Man sieht die stark entwickelten Cuticulaleisten, welche beim isolateralen Jugendblatte etwas höher sind und eine engere Vorhofspalte zeigen als beim bilateralen Blatte.

Das Lumen der Schliesszellen ist in der Mitte stark eingeengt, wie solches auch mit der hantelförmige Gestalt der Schliesszellen in Uebereinstimmung ist. Die inneren Wandschichten der Schliesszellen scheinen verquollen zu sein. Die Nebenzellen der Spaltöffnung umfassen theilweise, besonders deutlich beim isolateralen Jugendblatte, die Schliesszellen an der oberen und an der unteren Seite.

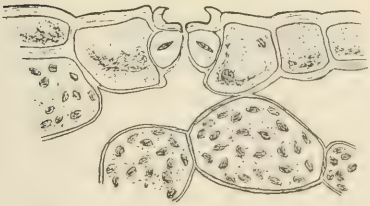


Fig. 9. Aus einem Längsschnitt durch ein bilaterales Blatt von *Strutanthus flexicaulis*. Spaltöffnung senkrecht zur Spalte getroffen.

Wir wollen jetzt noch die Frage zu beantworten versuchen, ob diesem Dimorphismus der Blätter von *Strutanthus* eine Bedeutung zukommt.

Es geht aus, an anderer Stelle publizierten Untersuchungen [1]) hervor, dass die normal beblätterten Loranthaceën eine verhältnissmässig sehr starke Verdunstung zeigen. Auch bei der untersuchten *Strutanthus flexicaulis* ist solches der Fall.

Da würde es nahe liegen den Dimorphismus der Blätter als eine „nützliche Anpassung" zu betrachten und anzunehmen dass die Pflanze im Jugendstadium, — wenn die Anhaftung an der Wirthpflanze noch weniger ausgebildet und die Wasserversorgung also noch weniger volkommen ist, — wenig verdunstende, isolaterale, xerophyte Blätter

[1]) *Flora 1914* Welche Pflanzen sollen wir „Xerophyten" nennen? *De Indische Natuur*. Soerabaia 1901. Over de Loranthaceeën.

ausbildet und nachher, — wenn die Pflanze sich besser angehaftet hat und die Wasserversorgung reichlicher erfolgt, — stark verdunstende bilaterale Blätter.

Eine solche Erklärung würde jedoch, meiner Ansicht nach, verfehlt sein.

Die Verdunstung der isolateralen Jugendblätter ist zwar geringer als die der bilateralen, ist jedoch noch unverhältnissmässig stärker als bei den echten Xerophyten. Solches geht schon aus der Anzahl der Stomata hervor und erhellt auch sofort aus dem Versuch. Abgeschnittene, isolaterale Jugendblätter vertrocknen ziemlich schnell und verhalten sich in dieser Hinsicht sehr verschieden von den Blättern der echten Xerophyten, *Tillandsiën* und anderen *Bromeliaceën*, epiphyten *Orchideën*, *Crassulaceën*, u. s. w.

Ich möchte für die *Loranthaceën* den isolateralen Bau der Blätter als den ursprünglicheren Typus betrachten, der sich auch bei der Mehrzahl der Arten zurückfindet und den bilateralen Blattbau von *Strutanthus flexicaulis* und anderen, in ähnlicher Weise wachsenden Arten als einen phylogenetisch späteren Erwerb.

Die jungen Pflanzen von *Strutanthus flexicaulis* entwickeln sich meistens im Schatten der Krone, in allseitiger — die erwachsene Pflanzen kriechen über die Krone der Nährpflanze in einseitiger Beleuchtung. Mit diesem Unterschied in den Wachstumsbedingungen dürfte es zusammenhangen dass der phylogenetisch ältere Typus der isolateralen Blätter sich an den Keimpflanzen erhalten hat und an den älteren Pflanzen verloren geht.

Leiden, Botanisches Laboratorium. Januar 1914.

INDEX ALPHABÉTIQUE

par

R. DE BOER.

A.

Acacia lophanta 310.
Acorus 180.
Aegyptischer Lein 56.
Alewrites moluccana Wlld. 302, 303.
Alsophila crinita 113.
Alsophila glauca Sm. *var.* setulosa Hassk. 99, 132.
Amstel (J. E. van) 241, 290, 337.
Angiopteris evecta 168.
Antirrhinum majus 67.
Arachis hypogaea 52.
Arisz (W. H.) 290.
Ascochyta atropa 52.
Aspidium Thelypteris 170.
Atractium flammeum Berk. et Rav. 53.
Aufrecht 310.
Avena sativa 199, 201.

B.

Baumfarne (verästelte) 95.
Baur (E.) 55, 67.
Behrens 292, 293.
Benettitaceen 177.
Berghs (J.) 3.
Blaauw (A. H.) 199, 290.
Blackman (F. F.) 195, 290.
Blattstellungslehre (Beiträge zur) 95.
Bokorny (Th.) 15, 16, 17, 19—28.
Bonnier 293.
Braun (A.) 177, 180.
Brenchley (Winifred E.) 176.
Brongniart (Ad.) 154, 182.
Butomus 180.

C.

Castilla 53.
Ceratozamia longifolia 179.
Cercospora coffeae 45.
Cercospora coffeicola B. et Cke. 44, 45.
Cercospora personata Eel. 52.
Cercospora rosicola Pass. 53.
Cercospora viticola Sacc. 53.
Chaetomium globosum Kze. 52.
Chamaedorea Martiana Wendl. 185.
Church (A. H.) 182, 183.
Cibotium princips 175.
Closterium 9.
Code des Couleurs 21.
Coffea abeocuta 44.
Coffea arabica 44.
Coffea stenophylla 44.
Coffea stenophylla hybrida 44.
Cohen Stuart (C. P.) 196, 290, 337.
Correns (C.) 67.
Crassulaceae 18.
Cycadeen 177.
Cycas revoluta 177, 178.
Cystopteris montana 169.
Czapek (F.) 17, 18, 335.

D.

Darwin (Ch.) 14.
Darwin (Fr.) 15.
Delacroix (G.) 45, 51.
Delpino (F.) 182, 293.
Devaux (H.) 335.
Dimorphismus der Blätter von Strutanthus 342.
Docters van Leeuwen (W.) 168.
Drosera rotundifolia 14.

E.

Echeveria 18.
Eichler (A. W.) 180, 344, 345.
Elodea 323.
Endler 313.
Endospermum moluccanum Becc. 300, 303, 308.
Eriodendron anfractuosum 48.
Escoyez (End.) 2, 3.
Euphorbiaceen 299.
Euphorbia heterophylla L. 309.

F.

Fagus silvatica 180.
Fitting (H.) 198, 290.
Fluri (M.) 321.
Freundlich (H.) 334.

G.

Giftstoffe (letale Einwirkung der organischen) 312.
Goebel (K.) 163.
Göldi 45.
Goldregnshafer 200.

H.

Haberlandt 348.
Hansteen Crauner (B.) 336.
Hanstein (J.) 157, 292.
Haupt 293, 294, 295.
Helicteres hirsuta 300.
Helicteres hirsuta Lour. *var.* purpurea 305.
Hibbard (R. P.) 331.
Höber (R.) 311.
Hugo de Vries 14, 15, 158, 183.
Hydrophyllum 180.
Hyphaena 185, 186.
Hypolepis amaurorhachis 164.

I.

Intravital precipitates 14.
Irmisch (Th.) 180.

J.

Jeffrey (E. C.) 161.
Jones (H.) 326.

K.

Kahlenberg (E.) 327.
Kamerling (Z.) 342.
Kapteyn (J. C.) 70.
Karyokinesis 1.
Klemm (P.) 17, 19.
Klercker (J. E. F. Af) 17, 27.
Kohl (F. G.) 51.
Koorders-Schumacher (A.) 99.
Körniche 345.
Krönig (B.) 327.
Kuyper (J.) 37, 44, 196, 290.

L.

Laubach (H. Graf zu Solms) 179.
Lauterborn (R.) 9.
Leeuwen (W. Docters van) 168.
Lein (Aegyptischer) 56.
Lepeschkin 314.
Leptosphaeria coffeicola Delacr. 50, 51.
Lestiboudois (Th.) 157.
Liberia-Kaffee 47.
Lindau 46.
Linum angustifolium 62, 69.

Linum usitatissimum 55.
Loeb (J.) 322.
Loew (O.) 15, 17, 23—28.
Loewe (S.) 313, 314.
Lyginodendron 182.
Lyginodendron oldhamium 176, 177.

M.

Mendelsche Spaltungsregel 54.
Merriman (Mabel L.) 1, 2.
Mettenius (G.) 164, 177, 181.
Mirande (M.) 314.
Monstera 180.
Mycosphaerella coffeae Noack 46.
Mycosphaerella eriodendri Kuyper 48, 49.

N.

Nägeli (C.) 157.
Nestler (A.) 159, 183.
Nieuwenhuis—von Uexküll-Güldenband (M.) 291.
Noack (F.) 45, 46, 52.
Noack (K.) 199, 290.
Nothman-Zuckerkandl (H.) 313, 323, 331.
Nuclear division 1.
Nybergh (Torsten) 198, 290.

O.

Oedogonium 4.
Osterhout (W. J. V.) 314, 315, 322.
Ostwald (W.) 315.
Overton (E.) 18.

P.

Paul (Th.) 327.
Peperomia maculosa 158.
Pfeffer 293, 295.
Pfeffer (W.) 15, 33.
Phaseolus Mungo 52.
Phegopteris polypodioides 169.
Phototropismus 195.
Phyllosticta coffeicola Delacr. 52.
Phyllosticta Theobromae d'Almq et da Cam. 52.
Pilze (Pflanzenkrankheiten erregende) 44.
Pilze Surinams 52.
Plate (L.) 55.
Poinsettia pulcherrima R. Grah. 304, 309.
Polypodium grandidens 164.
Polypodium vulgare 170.
Potonié (H.) 162.
Prantl (K.) 169.
Pteridospermen 176.
Pulst (C.) 330.
Puttemans 46.

R.

Ramularia Goeldiana 45.
Raphia Ruffia 180.
Richter (O.) 290.
Robusta-Kaffee 44, 50.
Russow (Edm.) 157.
Rutgers (A. A. L.) 196, 199, 200, 290.

S.

Schacht (Hermann) 156.
Schoute (J. C.) 95, 96, 166, 180, 185.
Schütze (W.) 113.
Schwendener (S.) 103.
Scott (D. H.) 176, 177.
Sekretionskanäle der Nektarien 291.
Segerhafer 200.
Selaginella 172.
Servit (M.) 185.
Solms Laubach (H. Graf zu) 179.
Spaltungsregel (Mendelsche) 54.
Spathodea campanulata Beauv. 300, 307, 309.
Sphaerella coffeicola Cke. 46.
Sphaerostilbe coccophila 53.
Sphaerotheca pannosa Lév. 52.
Spirogyra 1—4, 15, 18—35.
Spirogyra maxima 19.
Stangeria 179.
Stenzel (K. G.) 165, 170.
Stopes (M. C.) 178, 181.
Streitwolf (Max.) 183.
Strutanthus flexicaulis Mart. 342, 343.
Stuart (C. P. Cohen) 196, 290, 337.
Szücs (J.) 313, 318.

T.

Tammes (Tine) 54, 55, 61.
Tecoma grandiflora Lois. 309.
Theobroma Cacao 37.
Theorie der Collagenbildung 292.
Thoday (D.) 313.
Traube (J.) 327, 335.
Tree-growth 70.
True (R. H.) 327.

V.

Vallisneria 323.
Velenovsky (J.) 103, 162—165, 170, 178—187.
Veronica longifolia 159.
Verschaffelt (E.) 322.
Vries (Hugo de) 14, 15, 158, 183.
Vries (M. S. de) 195, 200, 290.

W.

Warming (E.) 179.
Waterman (H. I.) 328.
Weevers (Th.) 312.
Werner 326.
Wilson 293—295.
Wisselingh (C. van) 1, 4, 9, 14, 18, 29, 30, 32.

Z.

Zea Mais *var.* coeruleodulcis Kc. Ke. 67.
Zea Mais *var.* leucoceras Alef. 67.
Zehl (B.) 322, 331.
Zimmerman (A.) 45, 46, 52.
Zygnema 1, 3, 4, 7, 10,
Zygnema cruciatum 4, 7, 10, 11.

SOMMAIRE.

Articles:

M. Nieuwenhuis—von Uexküll-Güldenband. Sekretionskanäle in den Cuticularschichten der extrafloralen Nektarien. . . . 291

Th. Weevers. Die letale Einwirkung einiger organischen Giftstoffe auf die Pflanzenzelle 312

Z. Kamerling. Über die Wachsthumsweise und über den Dimorphismus der Blätter von Strutanthus flexicaulis Mart . 342

R. de Boer. Index alphabétique 353

SOMMAIRE.

Articles:

C. van Wisselingh. On the nucleolus and karyokinesis in Zygnema. With Tab. I . . .

C. van Wisselingh. On intravital precipitates 1

J. Kuijper. Die Entwicklung des weiblichen Geschlechts-apparats bei Theobroma Cacao. Mit Tab. II 3

J. Kuijper. Notizen über einige Pflanzenkrankheiten erregende Pilze Surinams. 4

Tine Tammes. Die Erklärung einer scheinbaren Ausnahme der Mendelschen Spaltungsregel 5

J. C. Kapteyn. Tree-growth and meteorological factors. With Tab. III and IV . . 7

J. C. Schoute. Beiträge zur Blattstellungslehre II. Über verästelte Baumfarne und die Verästelung der Pteropsida im allgemeinen. Mit Tab. V—XXI . 9

Marie S. de Vries. Der Einfluss der Temperatur auf den Phototropismus 19

M. Nieuwenhuis—von Uexküll-Güldenband. Sekretionskanäle in den Cuticularschichten der extrafloralen Nektarien 29

Th. Weevers. Die letale Einwirkung einiger organischen Giftstoffe auf die Pflanzenzelle 31

Z. Kamerling. Über die Wachsthumsweise und über den Dimorphismus der Blätter von Strutanthus flexicaulis Mart. 34

R. de Boer. Index alphabétique 35

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M. M.

M. W. Beyerinck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt,
Hugo de Vries, Th. Weevers et
F. A. F. C. Went.

Volume XII.

Nachdruck und Uebersetzung verboten.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden,
overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

M. de Waal. — 1915. — Groningue.

RECUEIL

DES

TRAVAUX BOTANIQUES NÉERLANDAIS.

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M. M.

M. W. Beyerinck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt,
Hugo de Vries, Th. Weevers et
F. A. F. C. Went.

Volume XII.

Nachdruck und Uebersetzung verboten.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden,
overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

M. de Waal. — 1915. — Groningue.

SOMMAIRE.

Articles:

J. A. Honing.	Kreuzungsversuche mit Canna-Varietäten mit 2 Textfig. . .	1
C. E. B. Bremekamp.	Stossreizbarkeit der Blumenkrone bei Gentiana quadrifaria Bl. .	27
C. E. B. Bremekamp.	Der dorsiventrale Bau des Grashalmes nebst Bemerkungen über die morphologische Natur seines Vorblattes mit 4 Textfig.	31
W. H. Arisz.	Untersuchungen über den Phototropismus. Mit 17 Textfig, und Tab. I	44
Tine Tammes.	Die genotypische Zusammensetzung einiger Varietäten derselben Art und ihr genetischer Zusammenhang	217
H. Heukels.	Die Kreuz- und Selbstbefruchtung und die Vererbungslehre	278
C. van Zijp.	Beiträge zur Kenntnis der Zingiberaceën. Mit 1 Textfig. und Tab. II und III	340
J. C. Baart de la Faille.	On the Logarithmic Frequency Curve and its Biological Importance with 4 Textfig. . .	349
Lucie C. Doyer.	Energie-Umsetzungen während der Keimung von Weizenkörnern. Mit Tab. IV und V	369
Ina Voormolen.	Index alphabétique	424

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M. M.

M. W. Beyerinck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt,
Hugo de Vries, Th. Weevers et
F. A. F. C. Went.

Volume XII. Livraison 1 et 2.

Nachdruck und Uebersetzung verboten.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden,
overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

M. de Waal. — 1915. — Groningue.

RECUEIL

DES

TRAVAUX BOTANIQUES NÉERLANDAIS.

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M. M.

M. W. Beyerinck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt,
Hugo de Vries, Th. Weevers et
F. A. F. C. Went.

Volume XII. Livraison 1 et 2.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

Nachdruck und Uebersetzung verboten.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden,
overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

M. de Waal. — 1915. — Groningue.

SOMMAIRE.

Articles:

J. A. Honing.	Kreuzungsversuche mit Canna-Varietäten	1
C. E. B. Bremekamp.	Stossreizbarkeit der Blumenkrone bei Gentiana quadrifaria Bl. . . . . , . .	27
C. E. B. Bremekamp.	Der dorsiventrale Bau des Grashalmes nebst Bemerkungen über die morphologische Natur seines Vorblattes .	31
W. H. Arisz.	Untersuchungen über den Phototropismus. Mit Tab. I	44

Kreuzungsversuche mit Canna-Varietäten

von

J. A. HONING (Medan, Sumatra).

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Das Material für die ersten Versuche hat Anfang 1910 mein javanischer Gärtner mir besorgt, als er zwei *Canna*-Varietäten in dem Garten pflanzte, welche er nicht weit von einander am hohen Ufer des Deli-Flusses gefunden hatte.

Die eine Varietät hatte rein grüne Blätter, kleine rote Blüten an grünen Stengeln mit grünen Hochblättern, und grüne Früchte. Sie stimmt genau überein mit der *Canna indica*, welche ich nachher züchtete aus Samen, erhalten von 's Lands Plantentuin, dem botanischen Garten in Buitenzorg. Die andere hatte etwas dunkler grüne Blätter mit einem roten Rande, der oft bis 1 c.m. breit war, und zeigte auch viel Dunkelrot am Stengel, an den Blattscheiden und an den kegelförmigen Papillen auf den Fruchtklappen. Auch die Blüten waren etwas dunkler rot.

Beide Varietäten habe ich oft verwildert aufgefunden, besonders die mit rein grünen Blättern, in den Landschaften Langkat, Deli und Serdang, bis über 350 m. Höhe. Fast immer war es an Stellen, in deren Nähe früher Häuser von Europäern gestanden hatten.

Wäre schon damals Baur's „Einführung in die experimentelle Vererbungslehre" erschienen, wahrscheinlich hätte ich andere Varietäten gekreuzt, welche gewiss in mehr Erbeinheiten verschieden gewesen wären als die beiden verwilderten, die auf den ersten Anblick nur in einem

Punkt einen Unterschied zeigten. Theoretisch wichtiger wären, wie Baur[1]) angibt, Kreuzungen von Rassen, welche sich in mehr als drei Erbeinheiten unterscheiden, um zu prüfen, ob die Mendelspaltung auf der Verteilung der väterlichen und der mütterlichen Chromosomen bei der Reduktionsteilung beruhen kann oder nicht. *Canna indica* sollte nämlich generativ nur drei Chromosomen besitzen.

So einfach als ich es mir anfangs dachte, war die Sachlage jedoch nicht, denn allein der rote Rand der Blätter erforderte schon drei Faktoren und die rote Farbe der Früchte erwies sich wenigstens teilweise als unabhängig von denselben, sodass man mit einem Unterschied von mindestens vier Faktoren zu tun hat.

Nach freier Bestäubung gewonnene Samen der grünen Varietät, welche ich der Kürze halber mit G bezeichne, lieferten 26 sämtlich grüne Pflanzen, wovon 12 bis zur Blüte gezogen wurden. Die 49 Keimlinge der rotrandigen Varietät, weiterhin als R angedeutet, waren ausnahmslos alle rotrandig; 18 Sämlinge wurden ausgepflanzt. Viele Samen haben diese 30 Exemplare nicht erzeugt. Bei freier Bestäubung entstanden oft Früchte mit 10 bis 20 Samen, bei Isolierung in Pergaminbeuteln war die Ernte jedoch minimal oder meistens vertrockneten die jungen Früchte und fielen ab. Mit grosser Mühe erhielt ich von vier grünen Pflanzen reife Früchte, nämlich von den Nummern: G 3, G 5, G 11 und G 12 mit resp. 1, 1, 14 und 6 Samen. Die meisten waren jedoch taub und nur G 11 brachte es zu 8 Sämlingen, welche alle ausgepflanzt wurden.

Mit den „roten" ging es nicht viel besser. Nur zwei Exemplare erzeugten je zwei Früchte, R 4 mit 24 Samen und R 13 mit 20 Samen. Ausgangsmaterial waren also eine „grüne" Pflanze, G 11, und zwei „rote", R 4 und

[1]) S. 177—180.

R 13, deren Samen alle nach Selbstung der Blüten gewonnen waren.

Die Abkömmlinge von G 11 waren alle 8 grün und ebenso waren noch 7 Kinder derselben Pflanze aus Samen von freibestäubten Blüten. Auch die zweite und dritte Generation lieferte nur grüne Exemplare und zwar in genügender Anzahl um der Reinheit ganz versichert zu sein.

Tabelle I.

Die Nachkommen der grünen Pflanze G 11.

Generation.	Anzahl Mutterpflanzen.	Anzahl Kinder.
F 1	1	8
F 2	5	39
F 3	7	93
F 4	1	25
		Total 165

Die Kinder der beiden rotrandigen Exemplare erwiesen sich bald nach der Keimung als „rote" und „grune" Individuen, aber das Verhältnis war für die beiden Mütter verschieden. R 4 hatte 9 rote und 4 grüne Kinder, R 13 umgekehrt viel mehr grüne als rote, nämlich 12 grüne und 5 rote. Die Anzahl ist zu klein um von der Art der Spaltung etwas sagen zu können und leider waren bei den Nachkommen der folgenden Generationen die Zahlen oft nicht viel grösser und die Verhältnisse nicht deutlicher, wie die folgende Übersichtstabelle II zeigt:

Ausser einigen nicht recht verständlichen Verhältnissen — wie z. B. 63 rotrandig : 9 grün — hat Spaltung stattgefunden nach 3 : 1, nach 9 : 7 und nach 27 : 37. Man darf darum erwarten, dass das Merkmal des roten Blattrandes auf drei Faktoren beruht und dass man die „rote" *Canna* homozygotisch vorstellen kann als A A B B C C und die grüne G 11 als a a b b c c, falls sie rein ist.

Da R 4 (9 rot und 4 grün), R 4-1 (27 rot und 10 grün), R 4-1-1 (19 rot und 7 grün) und schliesslich auch die

Tabelle II.

Spaltung der Nachkommen der rotrandigen Pflanze R 4.

Mutter	Kinder				Stimmt am besten mit Spaltung nach:	Theoretisch	
	Generation	Anzahl	rotrandig	grün		rotrandig	grün
R 4	F 1	13	9	4	3 : 1	9,75	3,25
R 4-1	F 2	37	27	10	3 : 1	27,75	9,25
R 4-1-1	F 3	26	19	7	3 : 1	19,5	6,5
R 4-1-1-1	F 4	13	10	3	3 : 1	9,75	3,25
R 4-1-4	F 3	38	24	14	?		
R 4-1-5	„	58	35	23	?		
R 4-1-6	„	59	44	15	3 : 1	44,25	14,75
R 4-1-7	„	34	22	12	?		
R 4-1-8	„	39	22	17	9 : 7	21,9	17,1
R 4-1-11	„	269	146	123	9 : 7	151,3	117,7
R 4-1-12	„	46	46	0	—	—	—
R 4-1-13	„	88	69	19	3 : 1	66,0	22,0
R 4-1-14	„	91	53	38	9 : 7	51,2	39,8
R 4-2	F 2	1	0	1	?		
R 4-3	„	26	14	12	9 : 7	14,6	11,4
R 4-3-3	F 3	37	20	17	9 : 7	20,8	16,2
R 4-3-8	„	6	2	4	?		
R 4-4 frei	F 2	4	4	0	—	—	—
R 4-7 „	„	6	6	0	—	—	—
R 4-8	„	4	1	3	?		
R 4-8-1	F 3	32	24	8	3 : 1	24,0	8,0

Tabelle IIa.
Spaltung der Nachkommen der rotrandigen Pflanze R 13.

Mutter	Kinder				Stimmt am besten mit Spaltung nach:	Theoretisch	
	Generation	Anzahl	rotrandig	grün		rotrandig	grün
R 13	F 1	17	5	12	?		
R 13-1	F 2	29	20	9	3 : 1	21,75	7,25
R 13-1-4	F 3	5	3	2	?		
R 13-1-13	„	17	7	10	27 : 37	7,2	9,8
R 13-2	F 2	26	11	15	27 : 37	11,0	15,0
R 13-2-1	F 3	22	16	6	3 : 1	16,5	5,5
R 13-2-2	„	31	21	10	?		
R 13-2-3	„	72	63	9	?		
R 13-2-4	„	25	18	7	3 : 1	18,75	6,25
R 13-2-6	„	55	31	24	9 : 7	30,9	24,1
R 13-2-7	„	70	41	29	9 : 7	39,4	30,6
R 13-2-9	„	40	23	17	9 : 7	22,5	17,5
R 13-2-10	„	9	5	4	9 : 7	5,1	3,9
R 13-2-11	„	7	7	0	—	—	—
R 13-3	F 2	8	6	2	3 : 1	6,0	2,0
R 13-3-1	F 3	22	11	11	9:7? 27:37?		
R 13-3-3	„	2	0	2	?		
R 13-3-4	„	33	26	7	3 : 1	24,75	8,25
R 13-3-5	„	23	19	4	3 : 1	17,25	5,75
R 13-4	F 2	5	5	0	—	—	—
R 13-4 frei	„	14	14	0	—	—	—
R 13-4-1	F 3	9	9	0	—	—	—
R 13-4-2	„	3	3	0	—	—	—
R 13-4-4	„	52	52	0	—	—	—
R 13-4-5	„	19	19	0	—	—	—
R 13-5 frei	F 2	7	7	0	—	—	—

4. Generation R 4-1-1-1 (10 rot und 3 grün) spalten nach 3 : 1, muss R 4, wenigstens wenn man annimmt, dass die drei Faktoren unabhängig von einander sind, für einen dieser drei Faktoren heterozygotisch sein und homozygotisch für die beiden anderen, z. B. A a B B C C, was in der folgenden Generation 1 A A B B C C : 2 A a B B C C 1 a a B B C C gibt. Aber dan müssen auch alle Abkömmlinge von R 4, welche nicht rein rot oder grün sind, spalten nach 3 : 1. R 4-1-11 spaltet jedoch nach 9 : 7 (146 rot und 123 grün) und R 4-1-14 ebenso (53 rot und 38 grün). Diese beiden würde man dann z. B. als A a B b C C oder A a B B C c vorstellen können, weil sie offenbar für zwei Faktoren statt eines heterozygotisch sind. Da A a B b C C nicht ohne weiteres aus A a B B C C hervorgehen kann, sollte man glauben, dass die Vorstellung A a B B C C für R 4 unrichtig wäre und dass auch R 4 für mindestens zwei Faktoren heterozygotisch wäre, sich aber benommen hätte, als wäre sie es nur für einen Faktor und dass also die zwei Faktoren nicht unabhängig von einander gemendelt hätten.

Bei Anwendung derselben Beweisführung für R 13-1, die auch nach 3 : 1 spaltet (20 rot und 9 grün), während R 13-1-13 Spaltung nach 27 : 37 zeigt (7 rot und 10 grün), kommt man zu dem Schluss, dass R 13-1 in drei Faktoren heterozygotisch gewesen ist und dennoch spaltete wie ein Bastard, der nur eine Erbeinheit halb-repräsentiert besass, m. a. W. die drei Erbeinheiten waren nicht unabhängig, sondern verbunden als wären sie nur eine einzige.

Von vornherein muss ich zugeben, dass das Verhältnis 27 : 37 nur zweimal vorhanden ist und in beiden Fällen bei recht kleiner Anzahl Individuen, 17 und 26. Doch glaube ich an der Richtigkeit nicht zweifeln zu dürfen, da auch in der F 2 der Kreuzungen von homozygotisch „rot" mit dito „grün" dasselbe Verhältnis wiederkehrt in Fällen

mit 222 und 195 Exemplaren und dabei in sehr genauer Übereinstimmung mit den theoretischen Zahlen. Auch erscheinen wieder die Verhältnisse 3 : 1 und 9 : 7, sodass die Spaltungen der Kreuzungen die der Linien R 4 und R 13 bestätigen. Wäre das nicht der Fall gewesen, so hätte ich besser vom Verhältnis 27 : 37 nicht gesprochen, zumal weil es noch viele Zahlen gibt, welche nur mit Hilfe einer Koppelungshypothese oder mit einer Verschiedenwertigkeitsannahme verständlich gemacht werden können. Ob Verschiedenwertigkeit der Merkmale, wie Zederbauer [1]) sie von *Pisum* mitteilt, auch bei *Canna* vorliegen kann, weiss ich nicht; neue Versuche werden es zeigen. Auch könnte vielleicht dann und wann in einem Individuum die Spaltung für Blüten verschiedenen Alters wechseln, sodass die Kinder einer Pflanze teilweise durch Spaltung nach 9 : 7, zum Teil auch nach 27 : 37 oder 3 : 1 entstanden sein könnten, wie es tatsächlich für Schwesterpflanzen, von übrigens gleicher Konstitution, stattgefunden hat. Näheres hierüber bei den Kreuzungen.

* * *

Die aus R 4 und R 13 abgespalteten grünen Pflanzen stimmen aber nur in einem Teil der Individuen mit denen der reinen Linie G 11 überein, obwohl man an den grünen Keimlingen keinen Unterschied von G 11 beobachten kann. Bei vielen war nachher etwas Rot am oberen Stengelteil zwischen den Blüten und auch ein wenig Rot an den unreifen Früchten recht deutlich. Weniger auffällig, aber doch gut sichtbar, war bei solchen Exemplaren ein rotes Rändchen, nicht viel mehr als ein Millimeter breit, und am besten zu beobachten an jungen noch eingerollten Blättern oder an der Spitze von eben aufgerollten. Falls das rote Rändchen schlecht zu erkennen ist, verraten die

[1]) Zederbauer, E., Zeitliche Verschiedenwertigkeit der Merkmale bei Pisum sativum. Ztschr. f. Pflanzenzüchtung II. p. 1—26, 1914.

Pflanzen sich durch einige feinen roten Striche an der Aussenseite der Blattscheiden und durch das Rot der Hochblätter. An den Keimlingen kann man von allen diesen Differenzen gar nichts sehen, jedenfalls nicht den feinen roten Blattrand, sodass man alle grünen Exemplare auspflanzen muss um sie abzählen zu können. Erst völlig sicher ist die Zählung, wenn die Pflanzen blühen.

Beim Anfang des Versuches habe ich viel zu wenig grüne Pflanzen behalten um über ihre Spaltung urteilen zu können. Auch fehlte mir im eigenen Garten der Raum dazu. Nachdem der Direktor der Deli Proefstation mir erlaubte einige zeitweilig unbestellten Parzellen der Versuchsfelder zu benutzen, konnte ich alle Sämlinge auspflanzen und auf diese Weise zuverlässigere Zahlen bekommen, wofür ich Herrn Dr. L. P. de Bussy hier gern meinen Dank abstatte.

Die Kinder dieser abgespalteten grünen Pflanzen waren ohne Ausnahme alle grün. Es waren 333 Exemplare von 22 Müttern, welche selbst in der 1. Generation aus R 4 und R 13 hervorkamen. Auch die 2. Generation war ganz grün, 233 Stück von 9 Mutterpflanzen, zusammen also 566 Individuen.

Jede grüne Pflanze, welche mit G 11 übereinstimmte, brachte nur solche Kinder hervor; sie hatten alle einen farblosen Rand (sind aber darum genotypisch der G 11-Linie noch nicht gleich).

Tabelle III.

Kinder von „grünen" Müttern, welche selbst aus Exemplaren mit breitem rotem Rande abgespaltet sind.

Mutterpflanze	Die Anzahl Kinder		
	gepflanzt.	mit farblosem Rande	mit schmalem rotem Rande
R 4-3 (grün) -5	15	14	0
R 13-1 (grün) -3	29	12	0
R 13-1 (grün) -6	7	7	0
R 13-2 (grün)	6	6	0
R 13-2 (grün) -1	10	6	0
R 4-1-1 (grün)	17	16	0
R 4-3-3 (grün)	42	42	0
R 4-3-5 (grün)	4	4	0
R 13-1-4 (grün)	22	2	0
Total	152	109	0

Die Pflanzen mit schmalem rotem Rande waren für dieses Merkmal offenbar zum grössten Teile heterozygotisch, denn sie spalteten etwa im Verhältnis 3 : 1 in Exemplaren mit dem roten Rändchen und mit farblosem Rande.

Tabelle IV.

Kinder von Müttern mit einem schmalen roten Rande.

Mutterpflanze	Die Anzahl Kinder		
	gepflanzt	mit schmalem rotem Rande	mit farblosem Rande
R 4-2 (grün) -3	46	35	11
R 4-8-1 (grün)	5	2	0
R 13-1-1 (grün)	35	27	8
R 13-2-1 (grün)	18	8	6
R 13-2-9 (grün)	58	10	5
R 13-3 (grün)	8	8	0

Dass wirklich eine Pflanze mit schmalem rotem Rändchen sich in 1 Erbeinheit von der Linie G 11 unterscheidet, lehren die Kreuzungen, ebenso wie diese bestätigen, dass drei Erbeinheiten nötig sind für die breiten roten Ränder und dass die drei nicht immer unabhängig mendeln.

* * *

Die Kreuzungen.

In den meisten Fällen war die Anzahl reife Samen nach Kreuzung, ebenso wie nach Selbstung, sehr klein und wiederholt blieb die Bestaübung ohne jeden Erfolg. Bei den homozygotisch breit-rotrandigen Pflanzen gelangen jedoch die Kreuzungen mit Pollen von homozygotisch „grünen" einige Male besser als die Bestäubung mit eigenem Pollen.

Gekreuzt wurde:

a). rein grün, G 11, mit „rot" und umgekehrt.

b). abgespaltete grüne Pflanzen mit „rot" und umgekehrt.

c). rein grün, G 11, mit abgespaltet grün und reziprok. Man sehe Tabelle V, folgende Seite.

Die Zahlen der Nummern 28 und 33 lassen vermuten, dass R 13-4 homozygotisch rot war und ebenso weisen die der Nummern 35 und 34 auf die Reinheit von R 4-7 hin. Ersteres stimmt, denn alle Kinder und Enkel von R 13-4, 102 Stück, sind rot und auch Samen von R 13-4, nach freier Bestäubung gewonnen, gaben 14 rotrandige Keimlinge. Von R 4-7 war ich nach öfters wiederholten Versuchen nicht so glücklich auch nur einen einzigen aus Selbstbestäubung hervorgehenden Samen zu gewinnen. Die ganze Ernte dieser Pflanze, welche ziemlich reich geblüht hat, war nach freier Bestäubung 6 Samen. Alle diese keimten und lieferten nur rote Keimlinge. — Die übrigen als Vater oder Mutter verwendeten roten Exemplare müssen Bastarde gewesen sein, was die Tabelle II auch bestätigt.

Die zweite Generation der Nummern 28, 33, 35 und 34,

Tabelle V.
Die Kreuzungen. Die F 1.

No.	Kreuzung	Samen	Keimlinge	„rot"	grün
	a). rein grün und „rot".				
26	(G 11-1) × (R 4-2)	4	2	1	1
25	(G 11-1) × (R 13-1)	2	2	1	1
27	(G 11-2) × (R 13-2)	8	6	1	5
28	(G 11-5) × (R 13-4)	9	4	4	0
31	(R 4-1) × (G 11-1)	13	8	3	5
35	(R 4-7) × (G 11-5)	12	8	8	0
32	(R 4-8) × (G 11-2)	35	31	20	11
36	(R 13-1) × (G 11-6)	12	10	5	5
33	(R 13-4) × (G 11-6)	6	3	3	0
	b). abgespaltet grün und „rot".				
30	(R 4-4 grün) × (R 4-1)	14	1	0	1
29	(R 13-4 grün) × (R 4-8)	18	14	3	11
34	(R 4-7) × (R 4-4 grün)	10	7	7	0
	c). rein grün und abgespaltet grün.				
37	(G 11-1) × (R 4-4 grün)	8	2	—	2
38	(R 4-1 grün) × (G 11-4)	2	1	—	1
40	(R 13-4 grün) × (G 11-6)	3	2	—	2
39	(R 13-6 grün) × (G 11-1)	17	10	—	10

mit nur roten Exemplaren in F 1, zeigte Spaltungszahlen, welche gar nicht mit einander übereinstimmen. Man darf erwarten die richtigen Verhältnisse am besten dort zu finden, wo die Anzahl Pflanzen am grössten ist, hier also bei den Nummern 142 und 145 der VI. Tabelle mit 222 resp. 195 Exemplaren. In beiden Fällen stimmen die theoretischen Zahlen so genau mit den gefundenen überein, dass man am der Richtigkeit des Verhältnisses 27 : 37 nicht

zweifeln kann: 93,6 : 128,3 steht sehr gut im Einklang mit 95 : 127 und ebenso 82,3 : 112,7 mit 83 : 112. Es sollte also Spaltung auftreten, nach 3 unabhängig mendelnden Erbeinheiten. In Bezug auf die Blattrandfarbe darf man

Tabelle VI.

Spaltung in der zweiten Generation nach Kreuzung von grünen und homozygotisch rotrandigen Exemplaren.

No.	Erste Generation	Anzahl		Von diesen waren		Stimmt am besten mit dem Verhältnis	Theoretische Zahlen	
		Samen	Keiml.	rot-rand.	grün		rotrand.	grün
55	(G 11-5) × (R 13-4) R 1	33	31	14	17	27 : 37	13,1	17,9
56	„ × „ R 3	59	51	29	22	9 : 7	28,7	22,3
57	„ × „ R 4	46	25	12	13	27 : 37?	10,5	14,4
63	(R 13-4) × (G 11-6) R 1	54	52	28	24	9 : 7	29,25	22,75
64	„ × „ R 2	40	39	21	18	9 : 7	21,9	17,1
142	(R 4-7) × (G 11-5) R 1	253	222	95	127	27 : 37	93,6	128,3
143	„ × „ R 2	62	23	10	13	27 : 37?	9,7	13,3
144	„ × „ R 3	32	18	8	10	27 : 37?	7,6	10,4
145	„ × „ R 4	214	195	83	112	27 : 37	82,3	112,7
146	„ × „ R 5	61	58	28	30	27 : 37?	24,5	33,5
147	„ × „ R 6	79	62	45	17	3 : 1	46,5	15,5
148	„ × „ R 7	92	77	36	41	27 : 37	32,5	44,5
61	(R 4-7) × (R 4-4 grün) R 1	22	18	7	11	27 : 37?		
58	„ × „ „ R 3	18	17	8	9	27 : 37?		
62	„ × „ „ R 5	17	13	9	4	3 : 1?		
59	„ × „ „ R 6	24	16	10	6	9 : 7?		
60	„ × „ „ R 7	41	38	18	20	27 : 37?	16,0	22,0

also homozygotisch rotrandig als A A B B C C vorstellen und homozygotisch grün als a a b b c c.

Die Zahlenverhältnisse 9 : 7 und 3 : 1 hatten bei den Linien R 4 und R 13 für sich nichts Sonderbares, das Vorhandensein von Formen wie A a B b C C oder A A B B C c war doch allerdings möglich. Sie wurden nur unverständlich, wenn man die Formeln aus einander ableiten wollte. Bei den Kreuzungen ist das Verhältnis 3 : 1 bei der Spaltung in F 2 aber ohne weiteres unbegreiflich, da die F 1, der „Zusammenstellung" nach, als A a B b C c geschrieben werden muss, wie No. 147, (R 4-7) × (G 11-5) R 6, wo von den 62 Individuen 45 rotrandig und 17 grün sind, und wahrscheinlich ach bei No. 62, (R 4-7) × (R 4-4 grün) R 5 mit 9 rotrandigen und 4 grünen Exemplaren. Ebenso erfordert das Verhältnis 9 : 7, welches in der VI. Tabelle sehr wahrscheinlich bei den Nummern 56, 63, 64 und 59 vorkommt, Aufklärung.

Vielleicht gibt die Hypothese, dass „die Bastardspaltung auf der Verteilung der väterlichen und der mütterlichen Chromosomen bei der Reduktionsteilung beruhe" (Siehe Baur l. c. S. 179) einen Hinweis, in welcher Richtung wir eine Erklärung suchen können für die Tatsache, dass Individuen, welche für drei Faktoren Heterozygoten sind (A a B b C c und also spalten sollten nach 27 : 37), in Wirklichkeit spalten in Verhältnissen, als wären sie heterozygotisch nur für zwei Faktoren (A a B b, 9 : 7) oder sogar für einen (A a, 3 : 1).

Canna indica hat nach Wiegand[1]) in den Geschlechtszellen nur 3 Chromosomen. Die drei Faktoren, welche nur zu dreien die roten Ränder der Blätter verursachen, könnten, da sie verwandter Natur sind, in einem Chromosome „verkörperlicht" sein. Wenn aber die Chromosomen weniger als eine Kartothek aufgebaut sind und die drei Genen mehr

---

[1]) Bot. Gaz. Bd. 30, 1900.

unabhängig von einander auch über zwei oder drei Chromosomen verteilt sein könnten, so wäre die Folge, dass die Sexualzellen in diesen Fällen nicht alle dieselben Eigenschaften hätten.

Stellt man die drei Chromosomen der rotrandigen Pflanze vor als drei schwarze Kugeln, die der Linie G 11, rein grün, als weisse, so kann man die Sexualzellen der ersten Bastardgeneration sich vorstellen als die folgenden acht Figuren [1]).

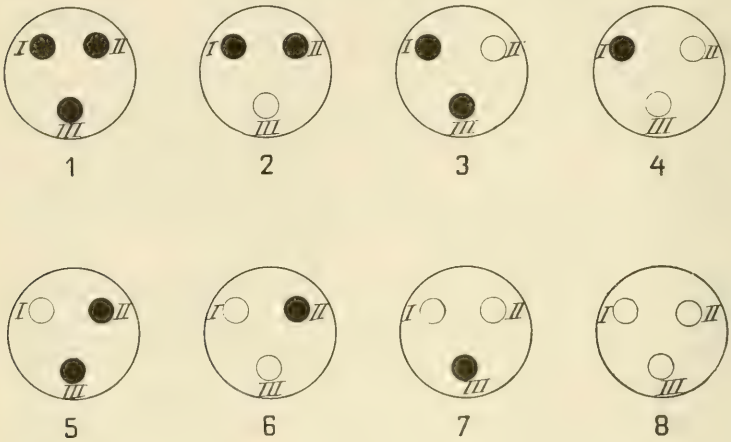


Fig. 1.

Die Verteilung der Genen A, B und C über die Chromosomen I, II und III kann sein:

1). Die Genen A, B und C alle in einem Chromosome, z. B. in I.

2). Die Genen A und B in einem Chromosome, z. B. in I und C in einem anderen z. B. in II.

3). Die drei Genen verteilt über die drei Chromosomen, z. B. A in I, B in II, C in III.

Durch Substitution kann man alle anderen möglichen Kombinationen niederschreiben, welche aber keine anderen

[1]) Baur l. c. S. 178.

Verhältniszahlen geben. In den als Beispiel gewählten Fällen schreibt man die Formel der acht Geschlechtszellen:

Figur	1. Fall	2. Fall	3. Fall
1	A B C	A B C	A B C
2	A B C	A B C	A B c
3	A B C	A B c	A b C
4	A B C	A B c	A b c
5	a b c	a b C	a B C
6	a b c	a b C	a B c
7	a b c	a b c	a b C
8	a b c	a b c	a b c
Anzahl verschiedener Sexualzellen:	2	4	8

Im 1. Falle bildet A a B b C c nur Eizellen und Pollenkörner von den Formeln A B C und a b c. Bei Selbstbestäubung muss also Spaltung nach 3 : 1 auftreten. Im 2. Falle entstehen viererlei Eizellen und viererlei Pollenkörner, also bei Selbstung 16 Kombinationen und Spaltung 9 rot : 7 grün. Im 3. Falle gibt es achterlei Sexualzellen und muss Spaltung nach 27 rot : 37 grün erfolgen.

Natürlich habe ich hiermit die Hypothese von dem Zusammenhang von Bastardspaltung und Reduktionsteilung nicht bestätigt, vielmehr diese Hypothese nur verwendet zur Erklärung der Verhältniszahlen der Spaltungen meiner *Canna*-Kreuzungen. Besonders deshalb muss ich genau prüfen, ob die Tatsachen vielleicht nicht mit der Theorie im Widerspruch stehen. Und dann wird man noch den Beweis verlangen, dass die G 11-Linie wirklich eine a a b b c c-Form ist und nicht einen oder zwei von den Faktoren homo- oder hetorozygotisch enthält. Wäre dies doch der Fall, so würde man bei unabhängiger Faktorenspaltung in F 2 dieselben Verhältniszahlen erwarten können.

Von den G 11-Pflanzen, welche für Kreuzungen mit homozygotisch rot verwendet wurden, hat G 11-5 die

meisten Nachkommen, nämlich 10 Kinder und 762 Enkel. Mit dieser G 11-5 wird es darum am leichtesten sein, zu beweisen, dass sie wirklich eine a a b b c c-Form war, obwohl in F 2 Spaltung nach 3 : 1, 9 : 7 und 27 : 37 auftritt. Die genannten Verhältniszahlen fordern, dass Geschlechtszellen von der Konstitution a b c gebildet gewesen sind, sonst wäre die Spaltung nach 27 : 37 unmöglich gewesen. Und weil der Faktor C, schmalrotrandig, sicher fehlt, hätte G 11-5 höchstens A und B heterozygotisch besitzen können, also eine A a B b c c sein. Die Geschlechtszellen wären dann vorzustellen gewesen als: A B c, A b c, a B c und a b c. Nimmt man Unabhängigkeit an, so würde nach Kreuzung mit A A B B C C Folgendes stattfinden:

A B c × A B C → A A B B C c →	Spaltung	nach	3 : 1
A b c × A B C → A A B b C c →	„	„	9 : 7
a B c × A B C → A a B B C c →	„	„	9 : 7
a b c × A B C → A a B b C c →	„	„	27 : 37.

Von je vier F 1-Pflanzen sollte eine nach 3 rot : 1 grün spalten, zwei nach 9 : 7 und eine nach 27 : 37. Das Verhältnis dieser Spaltungsmodi 1 : 2 : 1 bringt mit sich, dass nur ein Viertel der F 1-Exemplare nach 27 rot : 37 grün spaltet. Statt des Verhältnisses $2^1/_2 : 5 : 2^1/_2$ für die 10 F 1-Pflanzen zeigt uns die Tabelle VI, dass die G 11-5-Kreuzungen in F 2 nur einmal das Verhältnis 3 : 1 ergeben haben, auch nur einmal 9 : 7 und acht mal 27 : 37, also 1 : 1 : 8, d. h. dreimal soviel nach 27 : 37 als zu erwarten ist mit der Formel A a B b c c und fünfmal zu wenig nach 9 : 7. Das macht die Vorstellung A a B b c c recht unwahrscheinlich.

Da A a b b c c und a a B b c c mit A A B B C C gekreuzt bei Unabhängigkeit der Faktoren nur Spaltung nach 9 : 7 und 27 : 37 ergeben können, und tatsächlich doch auch 3 : 1 einmal vorkommt, sind auch diese beiden Formeln unrichtig und bleibt nur a a b b c c als möglich übrig.

Die Prüfung der Übereinstimmung von Theorie und Tatsachen umfasst die folgenden Punkte.

1. Die Anzahl Exemplare der F 2 in der Tabelle VI ist oft sehr klein. Wahrscheinlich aber wird man keine grossen Irrtümer begehen, wenn man die Fälle mit mehr grün als rot betrachtet als Spaltungen nach 27 rot : 37 grün; diejenigen Fälle mit etwas mehr rot als grün als Spaltungen nach 9 rot ; 7 grün; schliesslich solche, wo die roten mehr als das zweifache der grünen betragen, als Spaltungen nach 3 : 1. Wenn man dann die Zahlen für diese drei Kategorien zusammen nimmt, so ist die Übereinstimmung zwar nicht tadellos, aber doch sicher hinreichend; nämlich:

Spaltung nach 3 : 1,	gefunden:	54	rot,	21	grün.
	berechnet:	56,25	„ ,	18,75	„
„ „ 9 : 7,	gefunden:	88	„ ,	70	„
	berechnet:	88,9	„ ,	69,1	„
„ „ 27 : 37,	gefunden:	319	„ ,	403	„
	berechnet:	304,6	„ ,	417,4	„

2. Nimmt man an, dass (R 4-7) × (G 11-5) R 6 nach 3 rot : 1 grün spaltet, weil alle drei Genen A, B und C in einem Chromosome gelungen sind, so müssen die grünen Keimpflanzen sich erwachsen als ganz grün (a b c) zeigen und keine einzige darf nachher einen schmalen roten Blattrand besitzen. Alle 17 Sämlinge sind gepflanzt worden, leider aber starben 11 infolge des ausserordentlich feuchten Wetters (Oktober 1913 295 m.m. Regen, November 227 m.m., Dezember 330 m.m., wobei einmal 129 m.m. in einer Nacht). Die übrigen sechs waren tatsächlich ganz grün. Das stimmt also, aber es ist ohne Weiteres kein Beweis für die Abhängigkeit der Faktoren A, B und C, denn bei Annahme der Unabhängigkeit und der Bastardnatur der G 11-5, als A a B b c c, würden auch aus A A B B C c nur grüne Keimlinge abspalten, welche später keinen schmal-roten Rand zeigen können. Wir wissen

aber, dass G 11-5 nicht eine solche Formel haben kann.

3. Anders ist es bei den Spaltungen nach 27 rotrandig : 37 grün; da darf man erwarten, dass unter den grünen Keimpflanzen nur ein Teil ganz grün ist und andere den Faktor C für den schmalen roten Rand besitzen. Von je 64 Pflanzen der 2. Generation würden 16 ganz grün sein und 37 — 16 = 21 schmal-rotrandig. Von 125 grünen keimlingen aus (R 4-7) × (G 11-5) R 1, teilweise in meinem Garten, zum Teil in den Versuchsfeldern der Deli Proefstation ausgepflanzt, erhielt ich 51 erwachsene Pflanzen. Von diesen waren 30 mit schmalem rotem Rande und 21 mit farblosem. Nach dem Verhältnis 21 : 16 hätte das 28,9 und 22,1 sein müssen, was m. E. hinreichend übereinstimmt. Von (R 4-7) × (G 11-5) R 4 pflanzte ich 92, von dito -R 7 39 Exemplare. So viele gingen aber zu Grunde, dass die übrigen nur beweisen, dass wirklich Spaltung in grün und grün mit schmalem rotem Rande stattfindet. Für Bestimmung der Verhältnisse sind die Zahlen zu klein.

4. Bei den Kreuzungen von ganz grün mit abgespalteten grünen Pflanzen (Siehe Tabelle V) waren die jungen Individuen der F 1 ausnahmslos grün und in der Blütezeit zeigten sie sich zum Teil ohne jedes Rot, zum Teil als schmal-rotrandig und die F 2 blieb grün. Wären die Zahlen nur etwas grösser gewesen, so hätten wir hier schon den Beweis für das Fehlen der Faktoren A und B in der G 11-Linie. Jetzt kann man nur sagen, dass wirklich alle 15 Exemplare der vier Kreuzungen ganz grün waren, wie es der Theorie nach sein sollte.

5. Bei den grünen Pflanzen, in F 2 nach 27 : 37 abgespaltet (Tabelle VI), müssen die Faktoren A, B oder C allein oder zu zweien in den meisten Individuen vorhanden sein. Die 37 grünen von je 64 Kinder einer geselbsteten Pflanze der Formel A a B b C c gehören dann zu 19 verschiedenen Merkmalskombinationen und bilden je nach

ihrer Beschaffenheit 1,2 oder 4 Arten von Eizellen und Pollenkörnern. Wenn man ihre Symbole für alle 19 aufschreibt und der Kürze halber, nur solche Kombinationen macht bei welchen alle oder ein Teil der Verbindungen die Faktoren A, B und C wenigstens einmal zugleich enthalten, so findet man die folgenden Möglichkeiten:

a.	alles breit rotrandig,	z. B. bei	AABBcc × AAbbCC
b.	Spaltung: 3 rot : 1 grün,	„ „	AaBBcc × AabbCC
c.	„ 1 „ : 1 „ ,	„ „	AaBBcc × aaBBCC
d.	„ 3 „ : 5 „ ,	„ „	AaBbcc × aaBbCC
e.	„ 1 „ : 3 „ ,	„ „	AaBbcc × aabbCC
f.	„ 3 „ : 13 „ ,	„ „	AaBbcc × aaBbCc
g.	„ 1 „ : 7 „ ,	„ „	AaBbcc × aabbCc
h.	alles grün,	„ „	AaBbcc × aabbcc

Die Kreuzungen werden von je 16 Kindern also 16, 12, 8, 6, 4, 3, 2 oder 0 breit-rotrandige Exemplare ergeben. Darum muss man recht grosse Sämereien verwenden um mit Sicherheit die Art der Spaltung bestimmen zu können, denn fast immer werden die gefundenen Zahlen wohl so ungefähr mit einem der genannten Verhältnisse übereinstimmen. Von den acht möglichen Fällen erhielt ich mit vier Kreuzungen nur die beiden äussersten, einmal alles breit-rotrandig und dreimal alles grün.

Tabelle VII.

Kreuzung von grünen Exemplaren der F 2, alles Kinder derselben F 1-Mutterpflanze (R 4-7) × (G 11-5) R 1, (Spaltung 27 : 37).

Mutter	Vater	Kinder	
		breit-rotrandig	mit ungefärbtem Rande
No, 2, schmal rotrand.	No. 41, Rand farblos	0	46
„ 15, „ „	„ 19, „ „	51	0
„ 21, Rand farblos	„ 31, schmal rotrand.	0	31
„ 33, schmal rotrand.	„ 21, Rand farblos	0	30

Im Widerspruch mit der Theorie ist das eigentümliche Fehlen jeder Spaltung aber nicht.

6. Die Kreuzungen der Tabelle V von grünen mit rotrandigen Exemplaren, welche für 1, 2 oder 3 Faktoren heterozygotisch sind, müssen schliesslich noch beurteilt werden. Die meisten lieferten jedoch so wenig Keimpflanzen, dass es besser ist von ihren Zahlenverhältnissen gar nicht zu reden. Nur einige dürfen berücksichtigt werden.

No. 27. (G 11-2) × (R 13-2) gibt 1 rote und 5 grüne Pflanzen. G 11-2 sollte a a b b c c sein, R 13-2 spaltet nach 27 rot : 37 grün, die Formel ist also A a B b C c. Die Kreuzung müsste demnach 1 rotes gegen 7 grüne Exemplare ergeben.

No. 32. (R 4-8) × (G 11-2) lieferte 20 rote und 11 grüne Exemplare. Leider ist R 4-8 unbestimmbar (1 rotrandig und 3 grün). Wenn keine Koppelung stattgefunden hat, sind die Zahlen nicht recht verständlich und wenn es Spaltung nach 3 : 1 vorstellt, muss man für die Reinheit der G 11-2 fürchten, denn mit a a b b c c war Spaltung nach 1 rot : 7 grün, 1 rot : 3 grün oder 1 rot : 1 grün zu erwarten.

No. 36. (R 13-1) × (G 11-6) ergab 5 rote und 5 grüne Keimlinge. R 13-1 ist wahrscheinlich eine A A B B C c oder A a B B C C (20 rot und 9 grün). Mit G 11-6 als a a b b c c muss Spaltung nach 1 rot : 1 grün stattfinden, was auch der Fall ist.

No. 39. (R 13-6 grün) × (G 11-1). Von den 10 Pflanzen waren 5 schmal-rotrandig und 5 ganz grün. R 13-6 grün ist heterozygotisch schmal-rotrandig, C c, denn sie spaltet für dieses Merkmal (3 mit und 2 ohne schmale rote Rändchen). G 11-1 ist c c zu schreiben und Spaltung nach 1 : 1 muss erfolgen, was stimmt.

Mit Ausnahme der No. 32 stützen also die Ergebnisse der Kreuzungen von heterozygoten mit ganz grünen Individuen die Schlussfolgerung, dass die beiden Formen um drei Einheiten verschieden sind, bringen aber jedes für

sich nicht den sicheren Beweis, dass die G 11-Linie eine a a b b c c-Form ist.

Die 3. Generation bringt uns leider nicht viel weiter. Ganz wie bei den immer geselbsteten Linien R 4 und R 13 und bei der F 2 der Kreuzungen kommt ach bei der F 3 ein Zahlenverhältnis vor, das weder mit Abhängigkeit noch mit Unabhängigkeit der Faktoren verständlich wird, nämlich 6 rot und 22 grün. Auch waren recht viele Individuen steril.

Tabelle VIII.

Spaltung in der dritten Generation nach Kreuzung von grünen und homozygotisch roten Exemplaren.

No.	Zweite Generation	Anzahl		Von diesen waren		Verhältnis
		Samen	Keiml.	rot-rand.	grün	
203	(G 11-5) × (R 13-4) R 1-1	52	33	23	10	3 : 1?
186	„ × „ R 3-1	41	27	11	16	27 : 37?
187	„ × „ „ -4	28	24	24	0	
188	„ × „ „ -6	42	34	23	11	3 : 1?
189	„ × „ „ -12	3	2	2	0	?
190	„ × „ „ -15	1	1	1	0	?
191	„ × „ „ -16	1	1	1	0	?
192	„ × „ „ -19	18	17	13	4	3 : 1
193	„ × „ „ -20	1	1	1	0	?
205	„ × „ R 4-1	37	28	23	5	3 : 1?
194	(R 4-7) × (R 4-4 grün) R 3-1	33	23	9	14	27 : 37?
195	„ × „ „ „ -2	2	2	1	1	?
196	„ × „ „ „ -3	30	28	6	22	?
197	„ × „ „ „ -4	5	4	4	0	?
198	„ × „ „ „ -7	6	6	4	2	?
199	„ × „ „ „ -8	47	44	17	27	27 : 37?

Dass alle „grünen" Exemplare, aus Kreuzungen hervorgegangen, nach Selbstbefruchtung unter ihren 119 Kindern kein einziges rotes erzeugten, ist selbstverständlich und dass bei den schmal-rotrandigen „grünen" zum Teil Spaltung eintrat, braucht weiter nicht besprochen zu werden.

Alles im allem, kann biss jetzt Folgendes festgestellt werden:

1. Die rotrandigen *Canna*-Exemplare R 4 und R 13 spalten in auf einander folgenden Generationen nach drei verschiedenen Verhältnissen, 3 rotrandig : 1 grün, 9 rotrandig : 7 grün und 27 rotrandig : 37 grün. Das findet nicht immer statt, wie man erwarten sollte, in der Reihenfolge der Generationen zuerst nach 27 : 37 und dann nach 9 : 7 und 3 : 1, sondern umgekehrt folgt einer Spaltung nach 3 : 1 bisweilen eine nach 9 : 7 oder 27 : 37. Das ist nur zu erklären durch Annahme der Abhängigkeit von zwei oder allen drei Faktoren der Blattrandfarbe, wodurch Individuen, welche für zwei oder drei Erbeinheiten Heterozygoten sind, sich zeigen als wären sie das nur für eine oder zwei.

2. Bei den Kreuzungen der homozygotisch rotrandigen Individuen mit grünen der G 11-Linie findet in F 2 ebenfalls Spaltung statt nach 27 : 37, 9 : 7 und 3 : 1. Das kann nur verursacht werden entweder durch das Vorhandensein von zwei der drei Faktoren in den grünen Pflanzen, welche zur Kreuzung verwendet wurden, oder durch dieselbe Abhängigkeit der Erbeinheiten, welche die R 4- und R 13-Reihen nach Selbstung demonstriert haben.

3. Die Annahme, dass die G 11-Linie nicht rein gewesen sei, ist recht unwahrscheinlich, weil in diesem Falle von den F 1-Exemplaren der Kreuzungen mit G 11-5, welche selbst dann eine AaBbcc-Form sein müsste, ein Viertel nach 3 : 1, die Hälfte nach 9 : 7 und ein Viertel nach 27 : 37 in F 2 spalten sollten. Das stimmt nicht mit dem Befunde, dass von 10 F 1-Individuen ein einziges spaltet nach 3 : 1, wieder ein einziges nach 9 : 7 und acht nach 27 : 37.

4. Auch die Tatsache, dass aus vier Kreuzungen von G 11-Kindern mit abgespalteten grünen Pflanzen kein einziges rotes Exemplar hervorging, macht die Unreinheit der G 11-Linie weniger wahrscheinlich, sodass ich es dafür halte, dass die Kreuzungen dieselbe Abhängigkeit der Erbeinheiten gezeigt haben als die R 4- und R 13-Linien.

5. Die vorliegende Abhängigkeit der Erbeinheiten ist in gutem Einklang mit Baur's Hypothese, dass die Bastardspaltung auf der Verteilung der väterlichen und der mütterlichen Chromosomen bei der Reduktionsteilung beruhe [1]).

* * *

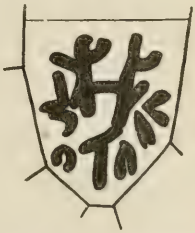


Fig. 2. Zelle einer Samenknospenanlage mit 15 von den 16 Chromosomen sichtbar. ± 2800 ×.

[1]) Für den Fall, dass Koernicke recht hat bei der Behauptung, dass bei *Canna* statt drei acht Chromosomen vorhanden sind (Ber. d. d. bot. Ges. XXI, 1903, p. 66, Gen. versamml. Heft), sind Kreuzungen von Varietäten mit mehr als acht Unterschieden erwünscht. Ich habe schon eine *Canna glauca* gekreuzt mit R 13-4-3. Diese beiden Exemplare sind in mindestens zehn, wahrscheinlich in mehr, Erbeinheiten verschieden. Die ganze F 1 war nur ein einziges Individuum,

Andere Sippen haben andere Zahlenverhältnisse ergeben. Auf der Unternehmung Medan Estate, am Wege nach Bandar Klippa, hatte ich eine Stelle mit nur breitrotrandigen *Canna's* gefunden, welche in vielen Hunderten Exemplaren beisammen wuchsen, fast mit Verhinderung von jeder anderen Vegetation. Von den R 4 und R 13 (beide Bastarde!) waren sie dadurch verschieden, dass die Früchte noch röter waren, keine Spur grün war zwischen den Kegelchen zu sehen. Aus samen dieser Pflanzen erhielt ich nur rotrandige Exemplare, welche auch alle rote Früchte hatten.

Eines dieser, M 4, wurde bestäubt mit dem Pollen einer ganz grünen *C. indica*, erzogen aus Samen von Buitenzorg, B 2. Von den drei Samen keimten zwei. Die F 1 sah aus wie die Mutter, hatte breitrotrandige Blätter und rote Früchte. Die beiden Exemplare lieferten 625 und 165 Samen, von denen 538 und 145 Keimpflanzen erzogen wurden.

Tabelle IX.

Spaltung in F 2 der Kreuzung M 4 (rotrandig) × B 2 (grün).

Anzahl Samen		Keimpflanzen	rotr.	grün	Theoretisch bei Spaltung nach 27 : 37 und 9 : 7	
					rotr.	grün
(M 4 × B 2) R 1: 1. Saat	208	184	88	96		
2. „	155	124	60	64		
3. „	184	162	77	85		
4. „	78	68	30	38		
Total	625	538	255	283	226,97	311,03
(M 4 · B 2) R 2:	165	145	77	68	81,56	63,44

das aber glücklicherweise recht fruchtbar ist, besser als viele Exemplare der R 4- und R 13-Linien. Ich hoffe die *Canna* bald auch cytologisch untersuchen zu können.

Acht Monate nachdem ich Obiges geschrieben hatte, konnte ich, auf

Für (M 4 × B 2) R 1 ist die Abweichung der Beobachtung von den zu erwartenden Verhältniszahlen viel grösser als der mittlere Fehler. Dieser ist mit $n = 500$ pro 64 Individuen 1,4135 [1]). Statt 27 ± 1,4135 : 37 ± 1,4135 ist gefunden 255 : 283 = 30,334 : 33,665. Die Abweichung 3,334 ist (mit $n = 538$) also fast $2^1/_2$ mal so gross als der mittlere Fehler.

Auch das Verhältnis schmalrotrandig : ganz grün ist nicht 21 : 16, wie es bei der Spaltung nach 27 : 37 sein sollte; es gab umgekehrt mehr Individuen mit farblosem Rande als schmalrotrandige, nämlich 30 und 27. Weil diese 57 Pflanzen die überlebenden sind von der 3. und 4. Saat, zusammen 123 Exemplare, so ergeben vielleicht die 30 und 27 nicht das richtige Verhältnis. Darum ist es wohl besser mit einer sonst leichten Erklärung für das Verhältnis 255 : 283 einstweilen zu warten, obwohl ich nicht leugnen darf, dass ich an eine Mischung der Spaltungsmodi 9 : 7 und 27 : 37 gedacht habe, da mit der Annahme einer Koppelung von zwei oder allen drei Faktoren die Übereinstimmung auch nicht tadellos wird.

Die Spaltung der 145 Kinder von (M 4 × B 2) R 2 ist 77 breit-rotrandig : 68 grün oder 8,496 : 7,503. Mit $n = 100$ ist der mittlere Fehler 0,7937 und mit $n = 250$ würde es 0,5020 sein. Letzteres ist fast genau der Abweichung 0,503 gleich. Die Übereinstimmung dieser Beobachtung mit der Theorie ist also genügend, aber das Verhältnis der schmalrotrandigen und der ganz grünen stimmt gar nicht. Statt 3 : 4 ist es 1 : 3, nämlich 14 schmalrotrandig und 42 mit farblosem Rande, während 12

Urlaub in Holland gekommen, in dem Laboratorium des Herrn Prof. Went in Utrecht die Chromosomenzahl meiner *Canna indica*-Varietäten bestimmen. In den vegetatieven Zellen war die Anzahl 16. Koernicke hat also recht gehabt.

[1]) Johannsen, W. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 1. Aufl. S. 405.

Exemplare gestorben sind. Wenn diese 12 alle schmalrotrandig gewesen wären — was doch nicht wahrscheinlich ist —, so wäre die Anzahl der ganz Grünen noch zu gross. Bis jetzt habe ich noch keine Veranlassung, hier an einen Unterschied in Fruchtbarkeit dieser beiden Phaenotypen zu denken, wie Tine Tammes[1]) es bei *Linum* beobachtet hat. Ich gebe nur die Tatsachen und warte mit der Theorie bis die 3. Generation. Ausserdem müssen mit folgenden Generationen derselben Sippen zur Kontrolle neue Kreuzungen gemacht werden. Wohl ist auch durch diese Kreuzungen sicher, dass bei *Canna indica* nicht bloss Mendelspaltung nach drei völlig unabhängigen Erbeinheiten vorliegt.

[1]) Tammes, Tine. De verklaring eener schijnbare uitzondering op de splitsingswet van Mendel. Kon. Ak. v. Wet. Amsterdam. Natuurk. afd. 1914, deel XXII.

Stossreizbarkeit der Blumenkrone bei Gentiana quadrifaria Bl.

von

C. E. B. BREMEKAMP.

Stossreizbarkeit ist unter den höhern Pflanzen eine ziemlich verbreitete Erscheinung. Sie findet sich sowohl bei den Blättern der sogenannten sensitiven Pflanzen, wie *Mimosa* und *Biophytum*, und der insectivoren *Dionaea* und *Aldrovanda*, als bei verschiedenen Blütenteilen einer ganzen Reihe anderer Pflanzen. Am häufigsten sind reizbare Staubfäden. Beispiele hierfür liefern die Cynareen und vereinzelte Arten aus anderen Abteilungen der Compositen, weiter *Berberis*, verschiedene Cistineen, Cacteen, Tiliaceen, Portulacaceen und Aizoaceen. Einen reizbaren Griffel besitzen *Glossostigma elatinoides* und *Arctotis*. *Mimulus*, *Torenia*, *Martynia* und *Bignonia* zeigen Narben, welche bei einer Berührung zusammenschlagen. Eine Stossreizbarkeit der Blütenhülle ist aber bis heute nur für einige Orchideen (*Masdevallia*, *Catasetum*, u. a.) beschrieben. Es scheint mir deshalb nicht unwichtig darauf hinzuweisen, dass es auch unter den Gentianeen eine Art gibt, deren Blumenkrone diese Eigenschaft besitzt.

Die *Gentiana quadrifaria* Bl. ist ein kleines Alpenpflänzchen, das im Himalaya, auf Ceylon und auf Java vorkommt. Im letzten Gebiete habe ich es im Westen auf

dem unter dem Namen Pangerango bekannten höchsten Gipfel des Gedehs und im Osten auf dem Ardjuno, dem Tenger und dem Hiang gesammelt. In den schon von Junghuhn erwähnten trocknen Grasfluren, welche den Gipfeln dieser Ost-Javanischen Bergen, besonders dem Hiang ein charakteristisches Gepräge leihen, leuchten während der Morgenstunden überall die kleinen, hellblauen Blüten hervor. Im Allgemeinen findet man die Pflanze auch sonst, z. B. wo sie zwischen dem *Anaphalis-* und *Vaccinium*gestrüppe wächst, nur an offenen, sonnigen Stellen.

Es ist ein typischer Xerophyt. Die Internodien sind gewöhnlich so kurz, dass die harten, eiförmigen Blättchen einander dachzieglig decken. Der Stengel ist meistens ungefähr 5 cm. hoch und nur am Grunde verzweigt. Die Seitenzweige krümmen sich bald empor und sind dem Hauptstengel völlig gleich. Alle tragen eine einzige, endständige Blüte. An schattigem Standorte, wo die Pflanze jedoch sehr selten ist, sind ihre Internodien etwas länger, die Blätter ein wenig schmäler und der Stengel im unteren Teile niederliegend. Diese Form wird zuweilen unter dem Namen *G. laxicaulis* Zoll. als eine besondere Art aufgeführt. Die *Gentiana quadrifaria s. a.* blüht in der trocknen Zeit und stirbt danach ganz ab. Am Ende des nassen Monsuns findet man die Keimlinge.

Als ich die Pflanze auf dem Hiang wieder einmal sammelte, bemerkte ich zufällig, dass ihre Blüten sich bald, nachdem sie in die Botanisierbüchse aufgehoben waren, verschlossen hatten. Anfangs war ich geneigt dieses der Verdunklung zuzuschreiben. Ich konnte mich aber sogleich davon überzeugen, dass diese Erklärung verfehlt war. Auch abgepflückte Planzen, welche dem Lichte nicht entzogen wurden, schlossen ihre Blüten. Andrerseits blieb die Blüte geöffnet, wenn ich die Pflanze verdunkelte, ohne dass sie dabei berührt wurde. Das Licht spielt hier also keine Rolle.

Weitere Versuche ergaben nun, dass die Blüten ebenfalls geöffnet blieben, wenn die Stengel mit der nötigen Vorsicht durchschnitten wurden. Die Verletzung vermochte also ebenfalls die Reaktion nicht auszulösen. Es stellte sich dabei aber auch hier wieder heraus, dass die Blüten sich immer schlossen, wenn sie während der Manipulation berührt wurden. Hier also liegt die Erklärung der Erscheinung. Die Blüte ist empfindlich für einen mechanischen Reiz.

Dass wir hier tatsächlich mit einer Reizreaktion zu schaffen haben und nicht mit einer Erscheinung, welche durch die Beseitigung eines mechanischen Hemmnisses hervorgerufen wird, zeigt die ziemlich bedeutende Zeit, welche die Erschütterung von der Reaktion scheidet. Meistens verliefen dazwischen einige Minuten.

Zunächst muss nun noch eine Aufklärung darüber gesucht werden, ob die Empfindlichkeit von der Natur der Kontakt- oder Stossreizbarkeit ist. Da eine vorsichtige Belastung der Krone die Reaktion nicht hervorrufen konnte, wird diese Frage zu Gunsten der Stossreizbarkeit entschieden.

Weiterhin habe ich eine Reihe von Versuchen angestellt um zu ermitteln, wo die Empfindlichkeit lokalisiert ist. Erschütterung des Kelches ergab kein Resultat, ebensowenig Anstösse an den Staubfäden; auch Stiche in dem Gynoeceum lösten die Reaktion nicht aus. Nur Erschütterung der Blumenkrone zeigte sich zweckdienlich. Perzeption und Reaktion sind hier also in demselben Organe lokalisiert.

Inwieweit diese Stossreizbarkeit der Blumenkrone auch andern Vertretern der grossen Gattung *Gentiana* zukommt, wage ich nicht zu entscheiden. Versuche mit den Amerikanischen Arten *G. serrata* Gray und *G. amarella* Hook. ergaben ein negatives Resultat. Von andern Gattungen der Gentianeen habe ich nur *Erythraea* und *Sweertia* geprüft, bei welchen ich die Reaktion aber nicht hervorrufen konnte.

Nachtrag. Erst während der Drucklegung kam mir eine Arbeit von Dr. Rudolf Seeger zu Gesicht: „Über einen neuen Fall von Reizbarkeit der Blumenkrone durch Berührung, beobachtet an *Gentiana prostrata* Haenke" in den Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. zu Wien. Bd. 121. I. 1912. Herrn Seeger kommt somit die Priorität dieser Entdeckung zu. Bemerkenswert ist, dass die auch in Europa vorkommende *G. prostrata* mit der *G. quadrifaria* in derselben Section, der vorwiegend zentralasiatischen Hochgebirgsgruppe der *Chondrophyllae*, gehört.

Der dorsiventrale Bau des Grashalmes nebst Bemerkungen über die morphologische Natur seines Vorblattes

von

C. E. B. BREMEKAMP.

Es gibt eine ganze Reihe Gräser mit geschlossener Blattscheide. Bei anderen aber sind die Ränder der Scheide frei und in diesem Falle greifen sie so über einander hin, dass bei den aufeinander folgenden Blättern abwechselnd der rechte Saum den linken und der linke den rechten umfasst. Wird der Stengel so gehalten, dass die eine Blattzeile sich zur linken, die andere sich zur rechten Seite des Beobachters befindet, so sind die deckenden Ränder der Blattscheiden ihm entweder alle zugewendet oder sie sind alle auf der Hinterseite für ihn verborgen. Dieser Unterschied zwischen Bauch- und Rückenseite wird in manchem Falle noch weiter akzentuiert durch Eigentümlichkeiten in der Grösse und der Form der Öhrchen an der Grenze von Blattscheide und Spreite. Sehr deutlich tritt sie auch in der Knospenlage hervor. Die Spreite ist nämlich imselben Sinne wie die Scheide, aber viel stärker eingerollt, also auch abwechselnd rechts und links; die übergreifende Hälfte ist dabei meist etwas breiter.

Dass aber auch bei den Gräsern mit geschlossener Scheide und duplicativer Knospenlage die Stengel dorsi-

ventral sind, zeigt sich, wenn die Achselknospen mit in Betracht gezogen werden. Die ersten Blätter der Seitensprosse liegen bei allen Gräsern sämmtlich auf derselben Seite der Hauptachse.

Besonders scharf kann die Dorsiventralität zuweilen in der Infloreszenz ausgeprägt sein *(Nardus stricta, Dactylis glomerata, Cynosurus cristatus, Panicum colonum).* Goebel bemerkt hierüber in der neuen Auflage seiner „Organographie" (I S. 301): „ . . . . wahrscheinlich ist diese nur eine Steigerung der dorsiventralen Ausbildung, die auch an den Vegetationsorganen der Gräser sich mehr oder weniger deutlich wahrnehmen lässt." Auch Hackel (in Engler und Prantl II. 2. 1887. S. 5) hat schon hierauf hingedeutet. Die betreffende Stelle findet man weiter unten zitiert. An dem Beispiele von *Dactylis glomerata* wird dann zugleich gezeigt, dass der Infloreszenz und dem beblätterten Stengel dieselbe Symmetrie zukommt.

Nach Hofmeister (Allgemeine Morphologie, 1868. S. 588) wird der Unterschied zwischen Bauch- und Rückenseite hervorgerufen durch die einseitige Wirkung der Schwerkraft. Seine Überlegungen können folgendermassen zusammengefasst werden: Alle Grassprosse weichen von der Vertikalen ab, die Achse des Keimlings z. B. im Folge der schiefen Lage des Embryos im Samen; eine rein vertikale Aufrichtung dieser Achse kommt selbst bei hochstengeligen Gräsern wie Mais und Zuckerrohr nicht vor. Eine Achse der zweiten oder höheren Ordnung steht während Anlage und Entwicklung notwendig schief mit Bezug auf den Horizont.

Hofmeister hat versucht die Gültigkeit dieser Auffassung zu beweisen, indem er Keimlinge der Wirkung von Zentrifugalkräften unterwarf. Er meldet über das Ergebnis dieser Versuche, dass es ihm tatsächlich gelungen ist auf dieser Weise Bauch- und Rückenseite zu verwechseln. Da aber auch sonst hin und wieder derartige Ab-

weichungen auftreten [1]) und Hofmeister nicht angibt, wie oft er die Erscheinung beobachtet hat, wird es angebracht sein, diese Frage vorläufig als noch ungelöst zu betrachten. Die logische Berechtigung seines Versuchs ist übrigens auch fraglich. Es muss weiterhin Einspruch erhoben werden gegen seine Bemerkung, die Achse hochstengeliger Gräser stehe niemals vertikal. Die Stengel des Zuckerrohrs z. B. können als vollkommen senkrecht betrachtet werden, und wenn man auch gelegentlich einen findet, der von der Vertikalen abweicht, so ist keinerlei Beziehung zu erkennen zu der Dorsiventralität, wovon hier die Rede ist und welche nach wie vor dieselbe bleibt. Dasselbe gilt übrigens für die niederliegenden Stengel anderer Gräser, welche sich vielfach drehen und somit die Lage ihrer Symmetrieebene zum Horizonte fortwährend ändern. Es scheint also, dass dieser Punkt schon im Embryo für die ganze Pflanze entschieden wird. Ob aber vielleicht dort die Schwerkraft eine Rolle spielt, ist eine Frage, welche vorläufig ohne Antwort bleiben muss.

Über die Weise, worauf die verschiedenen Sprosse derselben Pflanze sich zu einander verhalten, findet sich eine nähere Andeutung bei Hackel (l. c. S. 3). Dieser constatiert: „Jeder Zweig beginnt mit einem adossierten, zweikieligen, selten (Cynodon) zweispaltigen, häutigen Vorblatte, auf welches die anderen Blätter so folgen, dass ihre Mediane sich mit der des Mutter- und Vorblattes kreuzt. Dabei sind die aufeinanderfolgenden Zweige antidrom (d. h. fällt das erste Blatt des einen links vom Mutterblatte, so fällt das des nächsten rechts u. s. w.) so dass die ersten Blätter aller Zweige auf dieselbe Seite der Hauptachse fallen."

[1]) cf. J. C. Schoute. Die Bestockung des Getreides. Verhandelingen d. Kon. Akad. v. Wetenschappen te Amsterdam. Tweede Sectie XV. 2. (1910). S. 20—24.

Wie aus der Beschreibung Hackel's hervorgeht, sind die Zweige auf derselben Seite alle unter einander gleich, Zweige auf verschiedenen Seiten jedoch einanders Spiegelbild [1]). Man kann sich hiervon leicht überzeugen, wenn man eine Pflanze betrachtet wie das Zuckerrohr, das sich durch reichliche Verzweigung und durch die ansehnliche Grösse seiner Achselknospen besonders für solche Forschung eignet. Wir können dann ausserdem noch etwas weitergehen und nachspüren, in welcher Beziehung die Symmetrie des Tragblattes zu derjenigen des Achselsprosses steht.

Bei dem zweikieligen Vorblatte greift ebenso wie bei den andern Blättern dieser Pflanze der eine Rand über den andern hin. Der deckende Saum des Vorblattes und derjenige des ersten wahren Blattes des Achselprosses sind hier einander entgegengesetzt; beim zweiten ist aber der deckende Saum wieder derselbe wie beim Vorblatte, u. s. w. Vergleichen wir aber das Tragblatt mit dem Vorblatte, so finden wir nicht die regelmässige Abwechslung wie zwischen den aufeinanderfolgenden Blättern desselben Sprosses. Regelmass gibt es aber doch: beim Trag- und Vorblatte deckt immer der gleichnamige Saum (man vergleiche Fig. 1).

Im Falle, dass beim Tragblatt der rechte Saum den linken bedeckt, haben wir demnach, dass nach einander beim

Tragblatte	Vorblatte	1sten Blatte	2en Blatte	3en Blatte
der rechte	rechte	linke	rechte	linke

Rand den anderen für unser Auge verbirgt.

---

[1]) Auch unter den Hauptstengeln findet man bei derselben Art immer zwei gleichstarke Gruppen, welche einanders Spiegelbild sind. Bei der einen fallen die ersten Blätter der Seitenzweige alle rechts, bei der anderen Gruppe alle links vom Rücken der Koleoptile. Sehr leicht ist der Unterschied zu erkennen bei den Formen mit convolutiver Knospenlage. In diesem Falle genügt es beim Keimling auf die Einrollung des ersten Blattes zu achten.

Im entgegengesetzten Falle finden wir, dass beim

Tragblatte	Vorblatte	1sten Blatte	2en Blatte	3en Blatte	der
linke	linke	rechte	linke	rechte	

Saum über den anderen hingeschlagen ist.

Wir können die Unregelmässigkeit, welche in dieser Aufeinanderfolge hervortritt, eliminieren, wenn wir annehmen, dass das zweikielige Vorblatt morphologisch gleichwertig ist mit zwei wahren Blättern. Die Ränder, welche einander überdecken, gehören dann zu zwei verschiedenen, einseitig mit einander verwachsenen Blättern. Zum ersten Blatte muss dann der Rand, welcher den anderen überdeckt, zum zweiten der überdeckte gerechnet werden.

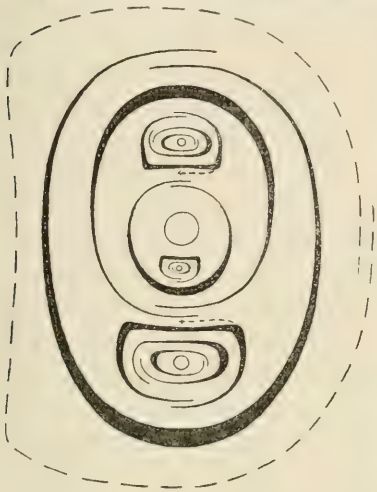


Fig. 1.
Sprossverhältnisse von *Saccharum officinale* L.

Auf Grunde dieser Voraussetzung weiterbauend müssen wir uns vorstellen, dass das erste der beiden verwachsenen Blätter vergleichbar ist mit dem ersten wahren Blatte des Achselsprosses auf derselben Weise, wie dieses mit dem dritten kongruiert, während die zweite Komponente übereinstimmt mit dem zweiten und vierten wahren Blatte.

Die Reihe wird also:

		1ste Komp.	2e Komp.			
	Tragblatt	des Vorblattes		1stes Blatt	2es Blatt	3es Blatt
	rechts	links	rechts	links	rechts	links
oder:	links	rechts	links	rechts	links	rechts.

Die Unregelmässigkeit ist somit verschwunden.

Zur selben Auffassung über dem morphologischen Werte dieses Vorblattes gelangte van Tieghem (Annales des Sciences Naturelles, Botanique, Série V, Tome XV, 1872, ibidem Série VIII, Tome III, 1897) auf ganz anderem Wege. In der Infloreszenz von *Coix Lacryma-Jobi* fand er nämlich stets in der Achsel des Vorblattes zwei Knospen, eine rechts und eine links von der Medianen. In diesem Bezug erwähnt er auch dessen beide Kiele und seine Zweispaltigkeit. Überdem hatte Dutailly (Bull. de la Soc. Linn. de Paris 1879. S. 213) gezeigt, dass die erste Anlage des Vorblattes aus zwei verschiedenen, einander gegenüberstehenden und auf einander folgenden Gewebeknötchen zusammengesetzt ist, während die Gewebewucherungen sich erst später ausbreiten und zusammenfliessen.

Für die oben gegebene Betrachtung ist es gleichgültig, dass die Symmetrieebenen von Haupt- und Seitensprossen einander rechtwinklig kreuzen. Tatsächlich sollte man erwarten, dass diesen Sprossen dieselbe Symmetrieebene zukäme [1]). Die Drehung des Achselsprosses, womit die Verwachsung der beiden ersten Blätter zum zweikieligen Vorblatte unlöslich verbunden ist, bildet ein besonderes Problem, wovon in einer weiteren Mitteilung noch die Rede sein wird. Hier interessiert uns nur, dass diese Drehung bei *Saccharum* so stattfindet, dass die Hälfte des Vorblattes, welche wir mit dem ersten Blatte homologisiert haben, abwechselnd rechts und links vom Tragblatte liegt, namentlich rechts, wenn beim Tragblatte der

[1]) Die Ährchen von *Lolium* und einigen anderen Hordeen sind nicht gedreht mit Bezug auf den Hauptspross. Übrigens findet man in der Infloreszenz die Drehung immer, auch in den Ährchen selbst. Diese sind bekanntlich beblätterte Zweige, wo in den Achseln der oberen Blätter (paleae inferiores) die Blüten gefunden werden. Die Vorspelze (palea superior), welche der Blüte vorangeht, ist deren zweiwertiges Vorblatt. An Vergrünungen von *Lolium perenne*, bei welchen die Vorspelze ganz unverändert war, fand ich statt der Blüte beblätterte Zweige, welche ebenfalls die charakteristische Drehung aufwiesen.

linke Saum den rechten überdeckt, links, wenn umgekehrt der rechte Saum über den linken geschlagen ist. Der dorsiventrale Bau des Tragblattes beherrscht also auch die Drehung der Achselknospe.

Im Gegensatz zum Verhalten bei *Saccharum* findet man bei den meisten Gräsern mit gedrehter Knospenlage die Blatthälften, deren Saum bedeckt ist, gegen den Rücken des Vorblattes gewendet. *Zea Mays* L. und *Nardus stricta* L, können als Beispiele dienen.

Bei *Zea* liegt die Hälfte des Vorblattes, welche wir mit dem ersten Blatte homologisiert haben, rechts vom Tragblatt, wenn dessen rechter Saum den linken bedeckt, und links davon, wenn das Tragblatt links gerollt ist. Bedenken wir, dass die Blätter von *Zea* und von *Saccharum* mit Bezug auf das Vorblatt in entgegengesetztem Sinne gedreht sind, so kommen wir zum Schluss, dass der Achselspross in beiden Fällen nach derselben Seite verschoben ist.

Bei der von Irmisch (Morphologische Mittheilungen über die Verzweigung einiger Monocotylen. Bot. Ztg. 1855) untersuchten *Nardus stricta* L., womit nach den Diagrammen Schoute's (l. c. Fig. 6 und Fig. 7) Weizen, Roggen, Gerste, Hafer und Kanariensame übereinstimmen, findet man ein anderes Verhalten (Fig. 2). Das erste wahre Blatt des Achselsprosses zweiter Ordnung ist hier nicht wie bei *Saccharum* und *Zea* vom Hauptstengel abgewendet, sondern lehnt sich ihm mit seinem Rücken an. Die erste Komponente des Vorblattes ist also auch dem Hauptstengel zugewendet. Die Drehung

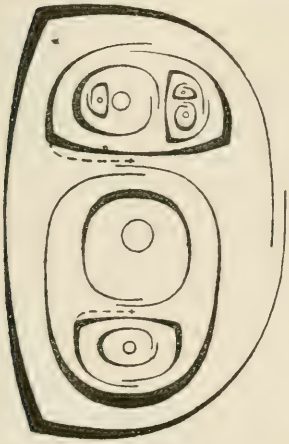


Fig. 2. Sprossverhältnisse bei *Nardus stricta* L.

ist hier demnach verschieden von derjenigen bei *Saccharum* und *Zea*. Mit Bezug auf die Einrollung des Tragblattes steht sie zur letztgenannten Pflanze in Gegensatz, mit *Saccharum* aber in Übereinstimmung. Wie bei diesem Grase ist bei *Nardus* die Drehung des Achselsprosses nach rechts gerichtet, wenn beim Tragblatte der linke Saum den rechten bedeckt, nach links, wenn umgekehrt der linke vom rechten umfangen wird.

Die Einrollung der Blätter ist hier beim

	Tragblatte	Vorblatte	1sten Blatte	2en Blatte	3en Blatte
	rechts	rechts	rechts	links	rechts
oder:	links	links	links	rechts	links.

Lösen wir das Vorblatt wieder in seine Komponenten auf, so wird die Reihe:

	Tragblatt	1ste Komp. des Vorblattes	2e Komp. des Vorblattes	1stes Blatt	2es Blatt	3es Blatt
	rechts	rechts	links	rechts	links	rechts
oder:	links	links	rechts	links	rechts	links.

Tragblatt und 1ste Komponente des Vorblattes sind hier also im gleichen Sinne eingerollt. Dieses erklärt sich aus der Drehungsrichtung des Sprosses. Wäre sie dieselbe wir bei *Saccharum* und *Zea* gewesen, so würden wir auch an diesem Objekte die gleiche, regelmässige Abwechslung von rechts und links gefunden haben.

Dass die Einrollung des (ganzen) Vorblattes nicht direkt vergleichbar ist mit derjenigen der anderen Blätter lässt sich eben an diesem Beispiel sehr schön zeigen. Das Vorblatt der *Nardus stricta* trägt nämlich eine Achselknospe [1]), welche, wenn es rechts gerollt ist, selbst mit

[1]) Diese Knospe wird von Irmisch angedeutet als die Hauptknospe. Sie endet in einer Infloreszenz und ihr erstes Internodium nimmt Teil an der Bildung des wickelartig zusammengesetzten Rhizoms. Ausser ihr findet sich bei *Nardus* nur noch eine Knospe, welche in der Achsel des ersten wahren Blattes sitzt und einen rein vegetativen, in seinem Ganzen zu Grunde gehenden Spross gibt. Ihr morphologisches Verhalten wurde oben skizziert.

einem links gerollten Vorblatte anfängt; ist das als Tragblatt fungierende Vorblatt umgekehrt links gerollt, so ist das Vorblatt seines Achselsprosses es rechts. Die Reihe ist in diesem Falle also:

Tragblatt	Vorblatt	1stes Blatt	2es Blatt
rechts	links	links	rechts
oder: links	rechts	rechts	links,

Wir müssen nun aber bedenken, dass das als Tragblatt fungierende Vorblatt zweiwertig ist. Die Beobachtung lehrt weiter, dass die Achselknospe nicht in der Mitte des Vorblattes sitzt sondern vor der Hälfte, deren Saum bedeckt ist, vor derjenigen Hälfte also, welche wir mit dem zweiten Blatte homologisiert haben. Oben fanden wir, dass, wenn das Vorblatt rechts gewunden ist, die zweite Komponente es links ist, und umgekehrt, wenn links, dann rechts. Setzen wir diese Werte an der Stelle der oben angeführten, so bekommen wir die Reihe:

Tragblatt	Vorblatt	1stes Blatt	2es Blatt
links	links	links	rechts
oder: rechts	rechts	rechts	links,

dasselbe Verhalten somit wie bei der Achselknospe eines gewöhnlichen Blattes. Auch hier also eine schlagende Bestätigung unserer Auffassung der morphologischen Zweiwertigkeit des Vorblattes.

Von dem zweikieligen Vorblatte muss die zweinervige Koleoptile scharf geschieden werden. Da diese sowohl mit dem vorhergehenden Epiblast als mit dem nachfolgenden ersten Laubblatte alterniert, kann sie nur als ein einwertiges Blatt aufgefasst werden. Überdem befindet die Achselknospe der Koleoptile sich immer in der Mitte zwischen den beiden Gefässbündeln, also der Achselknospe des ersten Laubblattes gegenüber (nur bei der Gerste ist sie nach Schoute l. c. S. 10 und 16 ein wenig verschoben), während die Achselknospe des zweikieligen Vorblattes immer auf derjenigen Seite gefunden wird, welche

wir mit dem zweiten Blatte homologisiert haben. Die Zweinervigkeit der Koleoptile ist ohne jede Bedeutung. Die Scheiden der Gräser besitzen nie einen Hauptnerv, sondern immer mehrere, ganz gleichwertige Parallelnerven. Zuweilen können einige davon stärker hervortreten. Bei *Oryza* z. B. zeigt nach Velenovsky (Morphologie der Pflanzen II S. 328) das auf der Koleoptile folgende und mit ihr alternierende Scheidenblatt zwei seitliche Nerven, welche stärker als die übrigen sind.

Wenden wir uns nun zur Dorsiventralität der Infloreszenz.

Hackel sagt hierüber (l. c. S. 5): „Die 2-zeilige Anordnung erleidet jedoch oft durch das stärkere Wachstum der einen Seite der Hauptachse (und zwar jener, welche in der Knospe von der Erde mehr abgewendet war) eine Verschiebung; die Zweige rücken auf der anderen Seite mehr zusammen, der Blütenstand wird einseitig, wie an den Rispen von *Dactylis*, *Cynosurus*, den Ähren der Chlorideen etc. besonders deutlich zu sehen ist."

„Dieser Eindruck wird bei den Rispen noch verstärkt durch das Verhalten der Secundärzweige. Denn nach dem S. 3 entwickelten Gesetze der Antidromie fallen die ersten Secundärzweige alle auf dieselbe Seite des Halmes; da sie nun meist nahe der Basis entspringen und weiter verästelt sind, so erscheint diese Seite der Hauptachse viel blütenreicher."

Das Verhalten der Rispen ist richtig wiedergegeben. Auf derselben Weise lässt sich aber auch die Dorsiventralität von *Dactylis* und *Cynosurus* erklären. Von einer Förderung der Rückenseite, wodurch bei den Chlorideen und einigen andern Gräsern, *Paspalum* z. B. an den ährenförmigen Teilinfloreszenzen die Ährchen auf die Bauchseite zusammengedrängt werden, ist hier kaum etwas merkbar. Die ausgesprochene Dorsiventralität wird bei *Dactylis* wesentlich bedingt durch die starke Entwicklung der ersten Zweige jedweder Ordnung und das Zurück-

treten der folgenden. Beigehendes Diagram (Fig. 3) zeigt weiterhin, wie die ersten Blätter der Seitenachsen und die ersten Verzweigungen der Seitenäste der Infloreszenz tatsächlich auf dieselbe Seite fallen. Auch bei *Cynosurus cristatus* L. (Fig. 4) liegen die Verhältnisse sehr einfach. Die Hauptachse der Infloreszenz trägt beiderseits eine Reihe von Seitenachsen. Von diesen endet jede in einem fertilen Ährchen, dessen Symmetrieebene senkrecht auf derjenigen der Hauptachse steht. Ausserdem tragen sie

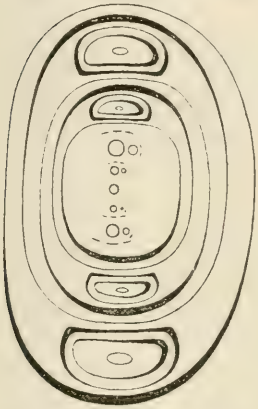


Fig. 3. Diagram des Blütensprosses von *Dactylis glomerata* L. Nur die basalen Blätter und die vornehmsten Äste der Infloreszenz sind angegeben.

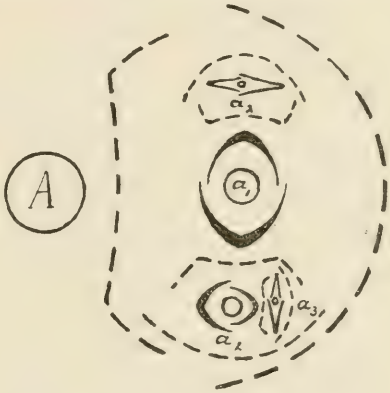


Fig. 4. Infloreszenz von *Cynosurus cristatus* L. A deren Hauptachse. a_1, a_2, a_3 Seitenachsen resp. der 1sten, 2en und 3en Ordnung. Die punktierten Linien geben die fehlenden Trag- und Vorblätter an. Die fertilen Ährchen sind mit gebogenen, die sterilen mit geraden Blatthälften angedeutet.

alle zwei Seitenzweige, deren Symmetrieebenen wieder mit den ihrigen gekreuzt sind. Der unterste dieser Seitenzweige zweiter Ordnung endet auch in einem fertilen Ährchen und trägt seinerseits einen Seitenzweig, der somit dritter Ordnung ist und dessen Symmetrieebene auch wieder senkrecht auf derjenigen der Achse zweiter Ord-

nung steht; der oberste der Seitenzweige zweiter Ordnung stellt ebenso wie der Seitenzweig dritter Ordnung ein steriles Ährchen dar. Hier wird die stark ausgeprägte Dorsiventralität also durch die stärkere Entwicklung der ersten Seitenzweige zweiter Ordnung hervorgerufen.

Die Dorsiventralität der Infloreszenz von *Nardus stricta* L. ist ebenso scharf ausgeprägt wie diejenige der Teilinfloreszenzen der Chlorideen. Ein Unterschied ist aber, dass die Ährchen nicht mit der Achse gekreuzt sind, sondern (in derselben Weise wie bei *Lolium*) median stehen. Fassen wir die einzelnen Ährchen als endständig auf, die ganze Infloreszenz als ein wickelartiges Sympodium (wie wir einem im Rhizome dieser Pflanze begegnen), so ist jede morphologische Unregelmässigkeit verschwunden, die Dorsiventralität ist dann nur scheinbar, die mediane Stellung der Ährchen in Übereinstimmung mit der Erwartung. Sollte man einwenden, dass eine derartige, sympodiale Infloreszenz etwas ganz Besonderes ist unter den Gräsern, so kann ich nur antworten mit einem Hinweise auf den Bau des Rhizoms dieser Pflanze, der ebensogut in dieser Familie einzig darsteht. Auch in anderer Hinsicht nimmt die Gattung eine Sonderstellung ein: man denke nur an die einzige Narbe und an die verkümmerten Hüllblätter. Die mediane Stellung der Ährchen an sich berechtigt uns wohl nicht zu dieser abweichenden Auffassung. Bei *Lolium* kann man sie nicht als endständig auffassen, da diese Gattung nahe verwandt ist mit *Festuca*, wie die Bastarde zwischen ihnen (cf. Ascherson und Graebner, Synopsis der Mitteleuropäischen Flora II. 1. S. 767) beweisen. Die Infloreszenzen müssen hier somit homologe Bildungen sein. *Nardus* gehört aber wohl nicht in der Nähe von *Lolium*.

Die sehr merkwürdige Krümmung der Ährenachse bei *Lepturus incurvatus* Trin., welche bei einer mediterranen Form zuweilen fast ringförmig wird, gehört nicht hierher. Die Ährchen finden sich das eine Mal auf den Flanken,

ein anderes Mal auf den gekrümmten Seiten oder sie gehen bei derselben Ähre von hier auf die Flanken über; kurz es ist keinerlei Beziehung zu erkennen zwischen der Einkrümmung und irgend einer morphologischen Ebene in der Ähre. Wahrscheinlich wird sie durch Licht oder durch Schwerkraft bedingt. Da mir aber nur Herbarpflanzen zur Verfügung standen, kann ich hierüber weiter nichts aussagen.

Untersuchungen über den Phototropismus

von

W. H. ARISZ.

TEIL I.
Einseitige Beleuchtungen.

ABSCHNITT I.
Die positive Reaktion.

§ 1. Einleitung.[1])

Der Zweck dieser Untersuchungen war die Stimmungserscheinungen zu studieren. Die bekannten Arbeiten Pringsheims hatten es wahrscheinlich gemacht, dasz man hier mit einer jener Eigenschaften zu tun hatte, welche sich nicht zu den Pflanzen beschränken, sondern sich zu allen lebenden Wesen ausdehnen. Nicht nur die Änderung der Reizbarkeit bei niederen und höheren Pflanzen, bei Einzelligen und Keimpflanzen der Phanerogamen, sondern

[1]) Diese Arbeit ist eine nur wenig geänderte Uebersetzung der „Onderzoekingen over Fototropie" Proefschrift. Utrecht. 1914.

Vorläufige Mitteilungen sind erschienen in „Proceedings Koninklijke Akademie van Wetenschappen." Amsterdam.

On the connection between stimulus and effect in phototropic curvatures of seedlings of Avena sativa. Meeting of March 25. 1911.

Positive and negative phototropic curvatures of seedlings of Avena sativa. Meeting of Sept. 27. 1913.

Adjustment to light in oats. Meeting of Nov. 29. 1913.

auch jene bei Tieren, wie sie durch die Loebschen Untersuchungen bei Balanuslarven bekannt geworden sind und sogar die Adaptationserscheinungen beim menschlichen Auge würden auf einem selben Prinzip beruhen.

Um diesen Stimmungsprozesz mit Frucht analysieren zu können, zeigte es sich erwünscht über die einfacheren Reizvorgänge näher orientiert zu sein. Die Beobachtungen, welche zu diesem Zweck ausgeführt worden sind beziehen sich alle auf einseitige Reizungen und sind im ersten Teile zusammengebracht worden. Im zweiten Teile ist ein Anfang damit gemacht die Stimmungserscheinungen zu studieren. Die Reihenfolge, worin aber hier die Ergebnisse betrachtet worden sind, ist der bei der Untersuchung befolgten genau entgegengesetzt. Die Resultate, welche bei zweiseitiger Beleuchtung erhalten wurden, haben es möglich gemacht die allseitigen Reizungen näher zu analysieren, und wenn auch jetzt noch nicht alle Data zu einer vollständigen Uebersicht über die Vorgänge bei Kombination verschiedener Reize vorhanden sind, so ist doch der Weg betreten, der dazu bringen musz.

Im dritten theoretischen Teile sind, so weit es bis jetzt möglich ist, die Ergebnisse für die allgemeine Reizphysiologie verwertet worden.

Der gröszte Teil dieser Untersuchungen hat in Utrecht im Institute des Herrn Professor Went stattgefunden. Für seine Anregung und für die Hilfe, womit er mich unterstützt hat und die Liebenswürdigkeit, womit er immer bereit war eine Verbesserung in den Versuchen zu ermöglichen, zolle ich ihm auch hier meinen Dank. Auch Herrn Prof. Moll, der mir das Arbeiten mit dem van Harreveldschen Klinostaten in seinem Laboratorium in Groningen gestattete, bin ich sehr verbunden.

§ 2. Allgemeine Methode.

Alle Versuche welche in dieser Untersuchung beschrie-

ben worden sind, sind mit Keimlingen von *Avena sativa* verrichtet. Viele reizphysiologische Untersuchungen der letzten Zeit sowohl auf phototropischem wie auf geotropischem Gebiete haben mit diesen Keimpflanzen stattgefunden. Die Folge ist, dasz in diesem Augenblicke *Avena* eine der best bekannten Pflanzen geworden ist. Die Untersuchungen, welche hier mitgeteilt werden, sind nicht auf andere Pflanzen z. B. Einzellige ausgedehnt worden, da es bevorzugt wurde bei einer Pflanze so tief wie möglich in die verwickelten Reizreaktionen durchzudringen. Mit dem Experimentieren mit den einzelligen Sporangienträger von *Phycomyces* waren, wie sich bei einer vorläufigen Untersuchung gezeigt hatte, sehr viele Schwierigkeiten verbunden; übrigens hätten diese vielleicht den Vorzug vor den durch ihren vielzelligen Bau so viel komplizierteren Avenakeimlingen verdient. Der Hafer, womit der grószte Teil dieser Untersuchungen ausgeführt worden ist, rührte von Svalöf her. Die verschiedenen untersuchten reinen Linien besaszen keinen ins Auge fallenden Unterschied in Lichtempfindlichkeit. Sie reagierten äuszerst gleichmäszig wahrscheinlich in Folge des gleichmäszigen Wachstums des Materiales.

Die Weise, worauf die Pflanzen gezogen wurden, weicht nicht von der Methode früherer Untersucher ab. Sie ist ausführlich von Rutgers[1]) beschrieben worden (§ 5 p. 22 und 23).

Es gibt eine Erscheinung, welche jedem der mit Hafer experimentiert hat bekannt ist, die hier besprochen werden musz: das Auswachsen der Hypokotylen. Rutgers suchte die Ursache im Mangel frischer Luft und in der schädlichen Wirkung der Laboratoriumluft. Blaauw[2]) war im Frühjahr

---

[1]) Rutgers, A. A. L. The influence of temperature on the geotropic presentation time. Recueil d. Trav. Bot. Néerl. Vol. IX. 1912.

[2]) Blaauw, A. H. Die Perzeption des Lichtes. Recueil d. Trav. Bot. Néerl. V. 1909.

dadurch belästigt. In Uebereinstimmung mit Noack[1]) kann diese Erscheinung dem Feuchtigkeitszustande zugeschrieben werden. Das starke Auswachsen der Hypokotylen in feuchter Luft weist aber darauf, dasz es nicht wie Noack meint durch Mangel an Feuchtigkeit verursacht wird. Bei sehr groszer Feuchtigkeit des Bodens und in mit Wasserdampf gesättigter Luft wachsen die Hypokotylen sehr stark und vollkommen regelmäszig aus. Sie können unter diesen Umständen etwa 2 cM. lang werden. Bei ungleichmäsziger Feuchtigkeit ist das Auswachsen mehr einseitig, wobei die von dem Korn abgewendete Seite am meisten begünstigt wird.

Das Material für alle Versuche ist im Laboratoriumsgewächshause, das sich im Hortus academicus befindet, gezogen worden. Die Pflanzen haben sich also immer in reiner Luft entwickelt.

Aufstellung. Die Versuche, welche hier mitgeteilt werden, erstrecken sich über mehrere Jahre. In dieser Zeit ist fortdauernd Verbesserung der Aufstellung angestrebt worden. Die Folge davon ist, dasz die Umstände worunter die verschiedenen Versuchsreihen stattgefunden haben nicht vollkommen mit einander zu vergleichen sind. Der gröszte Teil der Versuche ist in Utrecht angestellt. eine Reihe ergänzender Bestimmungen insbesondere um den van Harreveldschen Klinostaten zu benutzen, im botanischen Institute in Groningen. Die Aufstellung in den verschiedenen Räumen weicht hauptsächlich in den Lichtquellen ab. In Groningen wurden elektrische Metallfadenlampen von 500 und 100 H. K. benutzt. Da diese auf einer Akkumulatorenbatterie bei konstantem Voltage brannten, gaben sie ein konstantes Licht. In Utrecht ist für die in § 3, 4 und 6 mitgeteilten Versuche, welche

---

[1]) Noack, K. Die Bedeutung der schiefen Lichtrichtung für die Helioperzeption parallelotroper Organe. Zeitschrift für Bot. J. 6. 1914.

im Dunkelzimmer des Laboratoriums stattfanden, eine Lampe mit invert brennendem Gasglühlicht benutzt worden. Diese Aufstellung ist von Blaauw[1]) beschrieben worden. Alle späteren Versuche sind aber in einem kleinen Dunkelzimmer im Laboratoriumsgewächshause genommen worden. Als Lichtquelle diente hier stets eine Nernstprojektionslampe mit drei Stiften, welche auszerhalb des Dunkelzimmers aufgestellt war und durch eine Kühleinrichtung davon getrennt war. Wegen der starken Wechslungen der Netzspannung war es auch mit Hilfe eines Widerstandes nicht möglich tagsüber mit vollkommen konstanter Stromstärke zu arbeiten. Darum sind so viel wie möglich alle Wahrnehmungen abends bei konstanter Lichtstärke wiederholt und kontrolliert worden. Einige Versuche mit sehr groszer Lichtstärke konnten nur mit der im Vorlesungszimmer aufgestellten Projektionslampe mit elektrischem Bogenlichte genommen werden. Am Ende der Untersuchungen insbesondere bei den Versuchen mit zweizeitiger Beleuchtung wo zwei vollkommen konstante Lichtquellen unerläszlich waren, sind Metallfadenlampen von 10 Volt benutzt worden, welche auf Akkumulatorenstrom bei konstantem Voltage brennten. Dies erwies sich als die einzige zuverlässige Methode, immer mit derselben konstanten Lichtstärke zu arbeiten.

Die Lichtstärke ist mit einem Photometer nach Weber bestimmt worden, welchen Prof. Snellen, Direktor des „Nederlandsch Gasthuis voor Ooglijders" so liebenswürdig war zur Benutzung zu überlassen. Die Beleuchtungszeiten sind mit einem Chronometer bestimmt worden.

Es sind noch eine Anzahl Apparate benutzt worden, welche bei der Besprechung der Versuche, wofür sie benutzt wurden, beschrieben worden sind.

Temperatur. Im Dunkelzimmer des Laboratoriums ist man gänzlich von der Temperatur der Umgebung abhän-

[1]) Blaauw, l. c. § 2.

gig. Das Dunkelzimmer im Gewächshause ist für diese Versuche mit einer einfachen Einrichtung um die Temperatur konstant zu halten versehen worden. Ein Ventilator, der sich für ein geöffnetes Fenster befindet, bläst durch ein Röhrensystem einen Strom frische Luft in das Dunkelzimmer. Eine Vierzahl Lampen, die auf verschiedenen Stellen aufgestellt und in blechernen Büchsen lichtdicht abgeschlossen sind, können eine genügende Verwärmung geben. Durch einen Quecksilberthermoregulator wird, wenn die Temperatur eine bestimmte Höhe erreicht, ein elektrischer Strom geschlossen, der mit Hilfe eines Relais eine Umschaltung zu Stande bringt, wodurch die Verwärmungslampen, welche bis zu diesem Augenblicke gebrannt haben, ausgeschaltet werden und zu gleicher Zeit der Ventilator in Wirkung gestellt wird, der einen Strom kalte Luft von auszen ins Dunkelzimmer führt. Durch das abwechselnd Wirken des Ventilators und der Verwärmungslampen wird eine genügend konstante Temperatur und zu gleicher Zeit eine dauernde Erfrischung der Atmosphäre erreicht. Die grószten Abweichungen der Temperatur betrugen 1° C.

Bedingung für ein gutes Funktionieren ist, dasz die Temperatur des Dunkelzimmers höher sein musz als jene der kühlenden Auszenluft. Dadurch ist es nicht möglich im Sommer unter 25° à 26° Cels. zu arbeiten. Das Dunkelzimmer im Groninger Laboratorium hatte auch eine Einrichtung für konstante Temperatur. Dieses System beruhte auf das Einblasen kalter oder warmer Luft.

Reine Luft. Ebensowenig wie im Dunkelzimmer in Groningen bestand im Gewächshause in Utrecht Gefahr für Verunreinigung der Luft [1]). Das kann nicht vom

---

[1]) Richter, O. Ueber die Steigerung der heliotropischen Empfindlichkeit von Keimlingen durch Narkotika. Verh. d. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte. Münster. 1912. Abt. Botanik.

Knight, J. and Crocker Wm. Toxicity of Smoke, The bot. gaz. 55, 1913.

Dunkelzimmer im Institute und vom Vorlesungszimmer gesagt werden. Eine Anzahl Versuche, welche im Dunkelzimmer des Institutes ausgeführt worden sind, werden hier nicht mitgeteilt werden, da nicht genügende Sicherheit besteht, dasz diese Resultate quantitativ zuverlässig sind.

Nutationen. Ein wichtiger Faktor bei der Untersuchung tropistischer Krümmungen sind die vielfach auftretenden Nutationen, worunter hier alle nicht erwünschte Krümmungen verstanden werden. Die autonomen Nutationen von *Avena* sind von Maillefer[1]) ausführlich untersucht worden. Es ist zu bedauern, dasz seine Untersuchung keine Data enthält über die immer zitierte Mitteilung, dasz die autonomen Nutationen in einer bestimmt orientierten Ebene stattfinden.

Rothert[2]) teilt mit, dasz bei *Avena* Oscillationen des Keimlinges vorkommen. Er suchte die Ursache in einem wechselsweise Ueberwiegen der Schwerkraft und des Phototropismus, er änderte aber seine Meinung, als er sah, dasz die Oscillationen auch auf dem Klinostaten vorkommen. Mit groszer Wahrscheinlichkeit kann diese Erscheinung negativem Phototropismus zugeschrieben werden. Die Abbildungen Rotherts ähneln dem was hier später als kombinierte positive und negative phototropische Krümmungen beschrieben werden wird.

Eine ganz andere Erscheinung hat Rutgers[3]) beobachtet. Nach einer negativ geotropischen Schwellenkrümmung, fände wieder eine positive und später wieder eine negative statt. Warum Rutgers diese Erscheinung nicht für identisch mit der sogenannten, geotropischen Ueberkrümmung von Sachs gehalten hat ist nicht deutlich. Eben dasz

---

[1]) Maillefer, A. Nouvelle étude expérimentale sur le géotropisme, Bull. Soc. Vaud. Vol. XLVIII. 1912.

[2]) Rothert, W. Ueber Heliotropismus. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. VII. 1896. p. 32.

[3]) Rutgers l. c. p. 34 e. s.

alle Individuen eine Spitzenasymmetrie nach derselben Seite zeigen und alle gleichmäszig reagieren, indem die Nutationsperiode, welche Rutgers bestimmt hat (70 Minuten) etwa 2 mal so grosz ist, wie die Reaktionszeit, weist vielmehr darauf, dasz diese Gegenkrümmungen geotropischer Natur sind. Es braucht nicht zu verwundern, dasz schon eine so kleine Aenderung in der Lage der Spitze perzipiert wird, da nach allen Untersuchern gerade die Spitze der meist empfindliche Teil des Keimlinges ist. Rothert's Fig. 60 § 77 beruht wahrscheinlich auf Autotropismus.

Man sieht also, dasz man sehr vorsichtig sein musz um nicht Krümmungen welche gar nicht autonom sind als solche zu betrachten. Es ist nicht zweifelhaft dasz eine grosze Anzahl Ursachen zu aitiogenen Nutationen führen kann. Van der Wolk[1]) hat ins besondere auf die Kontaktkrümmungen gewiesen. Schon sind die Hypokotylkrümmungen betrachtet worden, welche das Koleoptyl aus der vertikalen Lage führen und eine geotropische Induktion verursachen. Wahrscheinlich sind auch der Autotropismus und ein eventueller asymmetrischer Bau des Keimlinges Ursache des Auftretens von Nutationen. Es versteht sich, dasz durch all diese unerwünschte Krümmungen es äuszerst schwierig wird vollkommen zuverlässiges Material zu bekommen. Auch das Experimentieren wird dadurch belästigt, ins besondere, wenn die Temperatur wobei gearbeitet wird ziemlich hoch ist.

§ 3. Der Verlauf einer positiven Krümmung.

Wenn man die ersten Stadien einer Krümmung beobachten will, musz man ein Mikroskop benutzen. A priori würde man geneigt sein zu denken, dasz je stärker die

[1]) v. d. Wolk, P. C. Investigation on the transmission of light stimuli in the seedlings of Avena. Publications sur la Physiologie Végétale. 1912.

Vergröszerung sei, je mehr auch die Beobachtungen an Genauigkeit zunehmen müszten. Es hat sich aber gezeigt, dasz dies nicht der Fall ist. Bei starker Vergröszerung ist das Gesichtsfeld relativ klein und das Wachstum macht ein dauerndes Nachstellen unerläszlich; auszerdem sind Koleoptylen, welche gerade wachsen sehr selten. Die gröszte Schwierigkeit entsteht aber dadurch, dasz es bei stärkerer Vergröszerung unmöglich ist festzustellen ob das erste Auftreten einer Abweichung der Spitze wirklich der Anfang einer phototropischen Krümmung ist. Beobachtet man ein Koleoptyl in den ersten Krümmungsstadien mit schwacher Vergröszerung, dann zeigt sich, dasz der Anfang der phototropischen Krümmung nicht so sehr eine Abweichung der ganzen Spitze aus ihrer ursprünglichen Lage als eine kleine Aenderung ihrer äuszeren Form ist. Die Spitze hat bei allen Koleoptylen genau dieselbe Gestalt, mehr oder weniger konisch zulaufend; bei einem unbeleuchteten Keimlinge ist sie in ihrer Medianebene immer symmetrisch. Der Anfang der Krümmung musz sich also in einer Asymmetrie der Spitze äuszern. Da das Koleoptyl nicht in eine feine Spitze ausläuft, welche als Index dienen könnte, sondern oben mehr abgerundet ist, kann die Asymmetrie am leichtesten beobachtet werden bei einer Vergröszerung, welche eine Uebersicht über die beiden asymmetrisch werdenden Seiten zuläszt. Bringt man ins Okular des Horizontalmikroskopes ein Netzmikrometer, dann kann das Bild der Spitze sehr genau auf Millimeterpapier nachgezeichnet werden.

Durch Vergleichung auf diese Weise verfertigter Zeichnungen ist es möglich trotz des dauernden Wachsens die Krümmung schon in den Anfangsstadien zu beobachten. Diese Methode hat noch einen Vorteil. Die Asymmetrie der Spitze ist der typische Anfang einer tropistischen Krümmung. Eine geotropische entsteht in derselben Weise. Dadurch ist es möglich sie von anderen Krümmungen,

meistens Nutationen genannt, zu unterscheiden, welche eine seitliche Abweichung der ganzen Spitze verursachen. Der Anfang der tropistischen Lichtkrümmung ist also auf diese Weise mit ziemlich groszer Sicherheit zu erkennen.

Um einen Maszstab für die Grösze der Krümmung zu haben ist die horizontale Abweichung von der Mitte der abgelenkten Spitze bis zu ihrer ursprünglichen Stelle gemessen worden. Es ist unwahrscheinlich, dasz dieser Maszstab ein genaues Bild aller Einzelheiten der Krümmung gibt. Doch haben auch andere Untersucher ihn benutzt. (Maillefer[1]), Polowzow[2]).) Eine prinzipiell bessere Methode hat Tröndle[3]) angegeben. Er teilt die ganze Pflanze in Zonen und miszt die Krümmung jeder Zone einzeln. Abgesehen davon, dasz die Versuche, die hier mitgeteilt werden, schon längere Zeit vor der Erscheinung der Tröndleschen Arbeit beendet waren, würden sehr grosze Schwierigkeiten mit der Anwendung seiner Methode verbunden gewesen sein. Es ist sicher ein Vorteil die Krümmungsstärke der verschiedenen Zonen jede für sich zu bestimmen. Es wird aber schwer sein die Marken so anzubringen, dasz durch die Berührung keine Kontaktkrümmungen ausgelöst werden und diese Marken bei schachem rotem Lichte zu beobachten. Auch kann diese Methode nur bei starken Krümmungen angewendet werden. Darin stimmt sie mit einer anderen überein, welche früher viel benutzt wurde, wobei die Krümmungsstärke in Graden ausgedrückt wurde. Eine Asymmetrie zu messen ist sie aber unzureichend. Die einfachste Weise, worauf der Krümmungsprozesz untersucht werden kann, ist die

---

[1]) Maillefer, A. Nouvelle étude expérimentale sur le géotropisme. Bull. Soc. Vaud. Vol. XLVIII. 1912.

[2]) Polowzow, W. Untersuchungen über Reizerscheinungen 1909.

[3]) Tröndle, A Der zeitliche Verlauf der geotropischen Reaktion und die Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Koleoptile. Jahrb. Wiss. Bot. Bd. 52. 1913.

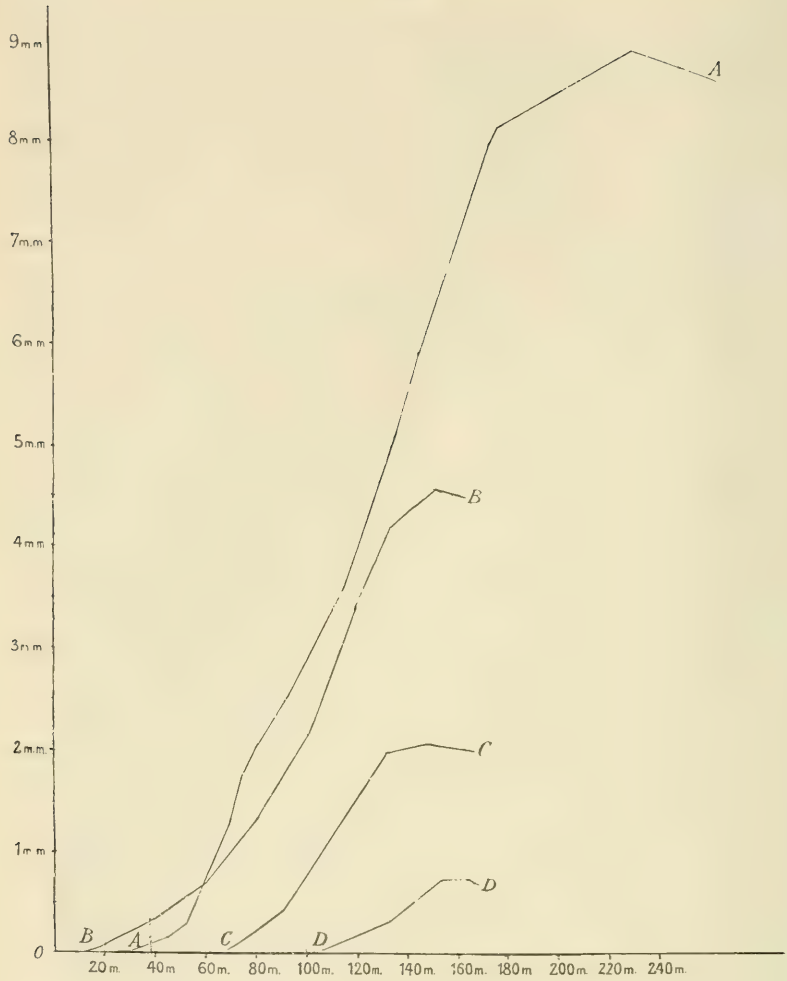


Fig. 1.

Verlauf einer positiven phototropischen Krümmung. Temp. 17,5° C. A gereizt mit 800 M.K.S. B mit 112 M.K.S. C mit 20 M.K.S. D mit 5 M.K.S.

Auf die Abszisse ist die Anzahl Minuten nach dem Anfange der Reizung auf den Ordinat die horizontale Abweichung in mM. aufgetragen worden.

Der Unterschied zwischen A und B wird hauptsächlich durch die verschiedene Länge der Pflanzen verursacht.

in oben genannter Weise ausgeführte Bestimmung der horizontalen Spitzenabweichung. Es ist aber selbstverständlich unerläszlich grosze Vorsicht zu gebrauchen, wenn man aus Angaben, welche man auf diese Weise bekommt, Schluszfolgerungen ziehen will.

Fig. 1. gibt die Ergebnisse einiger in oben beschriebener Weise verrichteten Wahrnehmungen. Durch Vergleichung der nach bestimmten Zeiten angefertigten Zeichnungen sind die an diesen Momenten bestehenden horizontalen Abweichungen gemessen worden. Die Kurven zeigen, wie die Stärke der horizontalen Abweichung wächst bei einer Pflanze, welche sich nach einer Reizung der angegebenen Stärke krümmt. Die Beleuchtung der ganzen Pflanze fand immer innerhalb einer Minute statt.

Aus dieser Figur geht hervor, dasz es durch die stärkere Vergröszerung möglich wird den Krümmungsprozesz schon eher zu verfolgen als bei makroskopischer Wahrnehmung. Der Uebergang vom nur mikroskopisch sichtbaren Teil zu den späteren Krümmungsstadien ist sehr allmählich. Nur bei starken Krümmungen gibt es einen mehr oder weniger deutlichen Knick. Nach Blaauw[1]) träte hier im Krümmungsprozesse eine neue Phase auf. Die Ursache ist wahrscheinlich, dasz in diesem Augenblicke die sich weiter von der Spitze befindenden Zonen an der Krümmung teilzunehmen anfangen. Diese Zonen krümmen sich wahrscheinlich etwas schneller, doch ist dieses nicht sicher begründet, da man bei der Analyse der Kurven von fig. 1 daran zu denken hat, dasz man bei gleicher Differenz in Längewachstum zwischen Vorder- und Hinterseite einer bestimmten Zone eine gröszere Abweichung der Spitze bekommt, wenn diese Zone sich in gröszerer Entfernung von der Spitze befindet. Das wird dadurch verursacht,

---

[1]) Blaauw, l. c. p. 34.

dasz derjenige Teil der Pflanze der sich über der sich krümmenden Partie befindet, die Krümmung vergröszert überbringt auf die gemessene horizontale Abweichung.

Die Kurven von Fig. 1 haben alle denselben Verlauf. Nach einer bestimmten Zeit tritt bei allen ein Maximum auf. Um die Bedeutung dieses Maximums zu verstehen musz man bedenken, dasz auch bei kleiner Abweichung der Spitze aus dem Vertikal die Schwerkraft eine Gegenkrümmung induziert. Diese nimmt fortdauernd an Stärke zu sodasz die Geschwindigkeit der phototropischen Krümmung abnehmen musz und eine Maximumkurve entsteht.

§ 4. Aufhebung der geotropischen Gegenkrümmung.

Schon Müller liesz seine Pflanzen um die horizontale Achse eines Klinostaten rotieren um den Einflusz der einseitig arbeitenden Schwerkraft auszuschalten. Unter dem Einflusse Nolls hat man das später als überflüssig betrachtet, weil man sich vorstellte, dasz die Empfindlichkeit für Schwerkraft durch das Licht ausgeschaltet würde. Bei den im Folgenden beschriebenen Versuchen ist nicht ein gewöhnlicher sondern der Fitting-Pfefferschen Klinostat benutzt worden.

Auch wenn man die Pflanzen während gleicher Zeiten in zwei Lagen bringt, welche 180° abweichen, sodasz die Wirkung der Schwerkraft in den auf einander folgenden Lagen sich aufhebt, ist das Zustandekommen einer geotropischen Gegenkrümmung ausgeschlossen. Die Pflanzen wurden gleich nach der Beleuchtung auf den Klinostaten gestellt und mit einem Mikroskope beobachtet, während sie sich in einer der Ruhelagen befanden. Es stellte sich heraus, dasz ein Intermittierungstempo von zwei Minuten, wobei sich die Pflanzen abwechselnd 2 Minuten in den Lagen $+0°$ und $-0°$ befanden für diese Versuche sehr

geeignet war. Fig. 2 zeigt in einer Kurve den Verlauf der phototropischen Krümmung bei Ausschaltung der einseitigen Schwerkraftwirkung. So wie bei der Krümmung von Fig. 1 ist auch hier die horizontale Spitzenabweichung gemessen.

Bei diesem Versuche wurde schon 10 Minuten nach

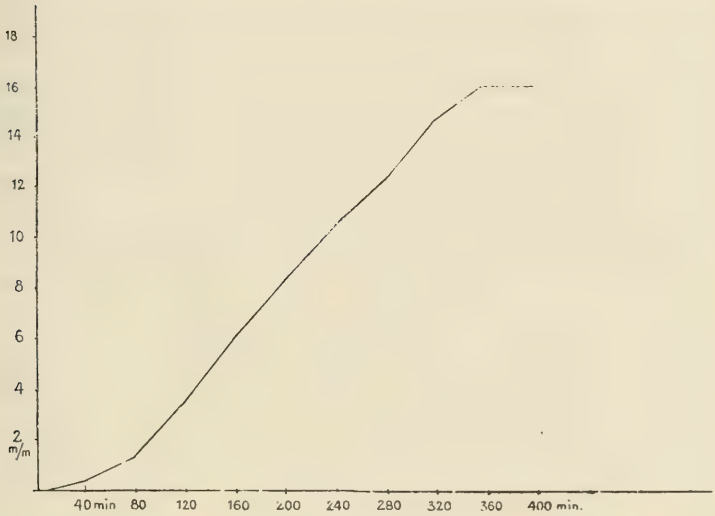


Fig. 2.

Der Verlauf einer positiven phototropischen Krümmung bei einer Pflanze, welche um die horizontale Achse eines Klinostaten rotiert.

Temp. 17,5° C. Reizstärke 360 M.K.S.

Auf die Abszisse ist die Anzahl Minuten nach dem Anfange der Reizung, auf den Ordinat die horizontale Abweichung der Spitze in mM. aufgetragen worden.

dem Anfange der Reizung eine horizontale Abweichung beobachtet. Auf Grund der Untersuchungen Maillefers [1]) über geotropische Krümmungen, wo er gefunden hat, dasz eine Pflanze gleich nach dem Horizontallegen verschiedene Nutationen ausführt, ist es vorsichtiger auf diesen frühen

[1]) Maillefer, l. c.

Anfang der Krümmung keinen besonderen Wert zu legen. Aus dieser Kurve geht hervor, dasz während der ersten 6 Stunden die horizontale Abweichung dauernd gröszer wird und nicht wie bei Gegenwirkung der Schwerkraft nur während ungefähr 3 Stunden. Um die Bedeutung dieses Ruhepunktes zu verstehen, der nach ungefähr 6 Stunden auftritt, ist es erwünscht eine Uebersicht über den ganzen Verlauf der Krümmung zu haben. Auch hierfür ist ein intermittierender Klinostat benutzt worden, aber jetzt wurde mittels einer Linse ein Bild der ganzen sich krümmenden Pflanze auf ein durchsichtiges Blatt Papier projiziert. Auch bei schwachem rotem Lichte war es möglich so scharf zu projizieren, dasz das Bild leicht nachzuzeichnen war. Die auf diese Weise bekommene Serie

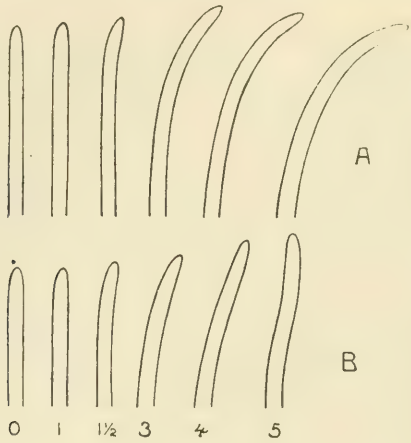


Fig. 3.

Zwei Pflanzen A und B mit einer selben Lichtmenge etwa 25 M.K.S. gereizt bei 17,5° C.

A. Der Krümmungsverlauf, wenn die einseitige Wirkung der Schwerkraft durch Rotation um die horizontale Achse eines Klinostaten ausgeschaltet worden ist. B. Der Krümmungsverlauf bei Gegenwirkung der Schwerkraft.

Die Zahlen geben die Zeit in Stunden an, welche nach dem Anfange der Beleuchtung verlaufen ist.

Zeichnungen macht es möglich den Krümmungsverlauf in allen Zonen der Pflanze zu folgen.

In fig. 3 sind zwei Planzen A und B abgebildet welche mit gleicher Energiemenge (25 M.K.S. in 10 Sek.) beleuchtet waren. A wurde nach der Reizung auf den intermittierenden Klinostaten gestellt, B aber in vertikalem Stande gelassen. Man sieht hier sehr schön den groszen Unterschied im Krümmungsverlaufe. Auch Rothert (l. c. fig. 12) hat Abbildungen von Pflanzen gegeben, welche sich auf dem Klinostaten krümmen. Diese sind aber einige Stunden durchbeleuchtet, während die hier abgebildeten Krümmungen ganz die Folge einer Nachwirkung sind. Miszt man bei auf dergleiche Weise bekommenen Abbildungen die Stärke der Krümmung verschiedener Zonen, dann zeigt sich, dasz nach ungefähr 6 Stunden die Krümmung der höheren Zonen stark abgenommen ist, während sie nach der Basis zu noch an Stärke zunimmt. Das Maximum in Fig. 2 kommt also dadurch zu stande, dasz in diesem Augenblicke die Geradestreckung der Spitzenregion gröszer geworden ist als der Zuwachs der Krümmung in den mehr basalen Zonen.

§ 5. Reaktions- und Krümmungszeit.

Der Anfang der phototropischen Krümmung wurde hier beschrieben als eine Symmetrieänderung der Spitze des Keimlings. Viele Untersucher haben groszen Wert gelegt auf den Augenblick, wo die Krümmung anfängt. Es musz also untersucht werden, ob es möglich ist den Augenblick zu bestimmen in dem die Spitzenasymmetrie entsteht. Es hat sich gezeigt, dasz das äuszerst schwer ist, da man wohl nach einer bestimmten Zeit sagen kann dasz eine Asymmetrie vorhanden ist, aber dadurch, dasz sie so allmählich anfängt, ist es experimentell nicht möglich den Augenblick worin die Krümmung beginnt zu bestimmen.

Alle Untersucher haben diese Schwierigkeit mehr oder weniger empfunden und dadurch ist die Reaktionszeit bei vielen in einen üblen Geruch gekommen. In Hinsicht auf die experimentell unlösbare Schwierigkeit ist es hier vorgezogen worden das Wort Reaktionszeit so anzuwenden, dasz es nicht nur ein theoretischer Begriff sondern auch eine experimentell zu bestimmende Grösze ist. Wenn man die Zeit, welche zwischen dem Anfange der Reizung und dem Augenblicke worin eine bestimmte Krümmungsstärke erreicht wird, verläuft, Krümmungszeit nennt, wird man unter experimentelle Reaktionszeit die Krümmungszeit zu verstehen haben, welche zu der kleinsten makroskopisch meszbaren Krümmung gehört. Diese experimentelle Reaktionszeit wird jedenfalls gröszer sein als die theoretische, welche durch das erste Auftreten der Krümmung bestimmt wird.

§ 6. Abhängigkeit der maximalen Krümmung von der Stärke des Reizes.

Die Kurven in Fig. 1 weisen schon darauf hin, dasz die Stärke der Krümmung nicht immer dieselbe ist, sie suggerieren schon die Voraussetzung, dasz die Stärke der Krümmung eine Funktion der Energiemenge ist womit man gereizt hat. Mit dem Nachprüfen dieser Hypothese sind viele Beschwerden verbunden. Man würde eine sehr grosze Anzahl Versuche brauchen sie zu beweisen, da die Energiemenge beliebig vergröszert und durch Aenderung ihrer Komponenten unendlich variiert werden kann. Eine Lösung dieses äuszerst wichtigen Problemes kann hier also gar nicht erwartet werden. Nur soviel wie nötig ist um über die wichtigsten Punkte einigermaszen orientiert zu sein ist hier untersucht worden.

Es ist hier erst eine Serie Versuche zu besprechen, welche eine Uebersicht über die Resultate von Reizungen

mit ziemlich kleinen in kurzer Zeit zugeführten Energiemengen (1—100 M.K.S.) geben. Die Erscheinungen sind bei diesen Versuchen ziemlich einfach. Dennoch war es auch hier sehr schwierig genügende Angaben zu bekommen:

1°. indem eine einfache Weise den Krümmungsverlauf zuverlässig zu beschreiben fehlt;

2°. durch die Variabilität im Krümmungsprozesse; nicht nur haben Pflanzen verschiedener Länge einen anderen Krümmungsverlauf und ist auch das Alter von Einflusz, sondern dazu kommen noch die vielfachen Nutationen und individuellen Abweichungen. Da diese Versuchsserie im Dunkelzimmer des Laboratoriums ausgeführt worden ist, wo die Temperatur nicht reguliert werden kann, verstärken die bei verschiedenen Versuchen abwechselnden Temperaturen (gröszte Differenz 2,5°) die Variabilität der Resultate.

Um eine möglichst grosze Anzahl Wahrnehmungen zu erzielen, ist eine Aufstellung benutzt worden wobei der Krümmungsverlauf verschiedener Pflanzen zu gleicher Zeit verfolgt werden kann. Das Bild der Keimlinge wird durch eine Linse unter zweimaliger Vergröszerung auf eine gläserne Platte projiziert, worauf photographisch eine Teilung in Rauten angebracht ist. Mit einer Lupe kann die Lage der Spitzen abgelesen werden. Auf diese Weise ist es möglich die horizontale Spitzenabweichung von 5 bis 8 Pflanzen zu gleicher Zeit zu bestimmen.

Von den vielen Versuchen, welche angestellt worden sind, wird eine grosze Anzahl hier nicht mitgeteilt werden, da bei diesen entweder die Temperatur zu viel von der Durchschnittstemperatur abwich oder Nutationen schon vor dem Anfange der phototropischen Krümmung auftraten. Als fester Punkt im Krümmungsprozesse ist hier die Stärke der horizontalen Abweichung gewählt, im Augenblicke wo die Schwerkraft die Zunahme der phototropischen Krümmung aufhören läszt, d. h. die phototropische Krüm-

mung ihre maximale Stärke erreicht. Die verschiedenen Mengen Lichtenergie sind durch Beleuchtung während derselben Zeit mit verschiedener Intensität hergestellt worden. Die Reizdauer beträgt bei all diesen Versuchen 10 Sekunden. Als Lichtquelle wurde invertes Gasglühlicht benutzt, welches auszerhalb des Dunkelzimmers aufgestellt war.

Tabelle 1.

Lichtmenge in M.K.S.	Grösze der Maximal-Krümmung bei Länge von ± 25 mM.	Grösze der Maximal-Krümmung bei Länge von ± 20 mM.	Grösze der nach 2 Stunden erreichten Krümmung bei Länge von ± 25 mM.
7,6	0,7 (21)	0,5 (5)	0,5 (16)
12,4	1,- (12)	—	—
18,1	1,6 (16)	—	1,2 (11)
26,4	2,3 (22)	2,- (16)	—
45	3,- (38)	—	2,- (23)
65	3,3 (29)	2,6 (17)	—
75	4,- (14)	—	—
100	5,- (31)	3,1 (9)	3,5 (24)

Hinter den Zahlen, welche die Grösze der maximalen Krümmung angeben, ist zwischen Klammern die Anzahl der Pflanzen angegeben worden woraus dieser Wert berechnet worden ist. Mittlere Temperatur 17,5° C. Pflanzen nicht bei konstanter Temperatur gezogen.

Aus den Werten dieser Tabelle kann man zwei Folgerungen ziehen.

1°. Zu jeder Stärke des Reizes gehört auch eine Krümmung bestimmter Stärke.

2°. Je gröszer die Energiemenge ist womit gereizt worden ist, desto mehr nimmt auch die maximale Krümmung zu. Die Tabelle zeigt dasz

von 7,6 M.K.S. bis 100 M.K.S. die Krümmungsstärke von 0,7 bis 5 mM. zunimmt.

In diese Tabelle sind auch einige Werte für Pflanzen kleiner als 20 mM. aufgenommen worden. Es geht aus ihnen hervor, dasz die maximale horizontale Abweichung bei kleineren Pflanzen einen geringeren Wert erreicht.

Die kleinste Energiemenge, welche in diese Tabelle aufgenommen worden ist, beträgt 7,6 M.K.S. Die angewandte Methode läszt die Messung einer kleineren Krümmung nicht zu. Auch jetzt kann man mit Hilfe eines Mikroskopes kleinere Krümmungen untersuchen. So ist es gelungen bei 1,4 M.K.S. eine Maximalkrümmung von 1/4 mM. festzustellen. Da aber auf einzelne Bestimmungen doch nicht ein groszer Wert gelegt werden kann, ist es wichtiger mit einiger Uebung auch ohne Hilfe des Mikroskopes solche schwache Asymmetrieen beobachten zu können.

Die günstigsten Bedingungen diese Erscheinungen zu beobachten werden hier kurz zusammengefaszt werden da man von verschiedenen Seiten bezweifelt hat dasz so kleine maximale Krümmungen vorkämen. Man erreicht eine günstige Aufstellung, wenn man über eine Distanz von ungefähr 50 cm. bis auf 3 Meter von der Lichtquelle eine Reihe von Pflanzen aufstellt. Vor dem Anfange des Versuches müssen alle Pflanzen, welche nicht gerade stehen und auszerdem alle deren Spitze nicht ganz symmetrisch ist, entfernt werden. Man wählt die Lichtmengen so, dasz in einer Distanz von 3 Meter ungefähr 1 M.K.S. zugeführt wird. Eine Temperatur von 16° oder 17° C, ist für diese Versuche zweckmäszig, da sich dann störende Einflüsse weniger gelten lassen. Als Lichtquelle die Krümmung zu beobachten ist eine elektrische Glühlampe in einer Sachsschen Glocke mit Saffraninlösung zu empfehlen. Das Licht ist durch Pergamentpapier oder dergleichen diffus

zu machen. Hält man nun von Zeit zu Zeit gegen diesen Hintergrund die gereizten Keimlinge, dann sieht man nach einiger Uebung eine Spitzenasymmetrie als Anfangsstadium der Krümmung zuerst bei den Pflanzen auftreten, welche das meiste Licht empfangen haben. Allmählich geht diese Asymmetrie in eine starke Krümmung über. Je weiter eine Pflanze sich von der Lichtquelle befindet, desto länger wird es dauern bevor die Asymmetrie auftritt und desto schwächer wird ihre maximale Stärke sein. Nimmt man 2 Stunden nach dem Anfange der Reizung wahr, dann gibt es ein äuszerst allmähliger Uebergang von der schwächsten Spitzenasymmetrie zu deutlich sichtbaren Krümmungen. Sind bei der Beleuchtung alle Pflanzen ordentlich gereizt worden, so wird die Reihe der gekrümmten vollkommen regelmäszig sein und ist es ganz unmöglich eine Stelle zu bestimmen wo die Pflanzen nicht gekrümmt sind. Je mehr Sorge man auf das Ziehen der Keimlinge verwendet, desto regelmäsziger und schöner zeigt sich diese Erscheinung.

§ 7. Krümmungszeit der Maximalkrümmung.

In Tabelle 2 sind einige Werte zusammengestellt worden, welche eine Uebersicht über die Zeit geben, welche verläuft bis die Maximalkrümmung erreicht wird. Bei starken Krümmungen ist die maximale Krümmungszeit stark variabel.

Tabelle 2.

8 M.K.S.	145 Min.
18 M.K.S.	170 Min.
26 M.K.S.	190 Min.
45—100 M.K.S.	± 230 Min.

Die Werte dieser Tabelle haben ein praktisches Interesse in soweit sie angeben innerhalb welcher Zeit man wahrnehmen musz. Zugleich geht aus ihnen hervor, dasz

eine starke Krümmung während langer Zeit fähig bleibt, die durch die Schwerkraft induzierte Gegenkrümmung zu überwinden.

§ 8. Die Stärke der Krümmung nach einer bestimmten Zeit.

Die Werte, welche für die Maximalkrümmung bei bestimmter Energiemenge erhalten sind, sind zwar innerhalb gewisser hier nicht näher bestimmter Grenzen konstant, aber es ist doch erwünscht einen Maszstab für die Krümmungsstärke zu haben, welcher einfacher zu bestimmen ist. Auszerdem ist die Maximalkrümmung die Resultante zweier Reizprozesse: der phototropischen Krümmung und der geotropischen Gegenreaktion.

Es wäre also besser die Stärke der Krümmung zu bestimmen in einem Augenblicke wo die geotropische Gegenreaktion noch keine so grosze Störung verursacht hat. Die Maximalkrümmung ist nur deshalb so konstant für einen gleichen Reiz weil die ganze Krümmung immer auf dieselbe Weise verläuft.

Die Stärke der Reaktion kann man also bestimmen auszer durch die Maximalkrümmung auch durch die Krümmungsstärke, welche in einem gewissen Augenblicke erreicht ist.

In Tabelle 1 sind einige Werte für die Stärke der Krümmung nach 2 Stunden zusammengestellt worden.

Am genauestem wird diese Methode sein wenn durch Rotation um die horizontale Achse eines Klinostaten die Gegenwirkung der Schwerkraft ganz aufgehoben wird.

§ 9. Gleichartige und ungleichartige Krümmungen.

In der im vorigen Paragraphen mitgeteilten Weise ist bei vielen hiernach beschriebenen Versuchen die Stärke

der Reaktion gemessen worden. Experimentell ist diese Methode sehr leicht auszuführen. Mit ihrer Anwendung ist aber die Bedingung verbunden, dasz auf diese Weise nur gleichartige Krümmungen verglichen werden dürfen. Es ist schwer eine Definition zu geben was man unter gleichartige Krümmungen zu verstehen hat. Es ist leicht einzusehen, dasz der Verlauf einer Krümmung sich gänzlich durch alle Umstände welche den Krümmungsprozesz beeinflussen ändert. (z. B. Temperatur, verdünnte Luft.) Wichtig ist, dasz auch die Zeit der Induktion insbesondere wenn sie länger ist als die Reaktionszeit einen Einflusz auf die Geschwindigkeit, womit die Krümmung stattfindet haben musz. Unter gleichartigen Krümmungen wird man also jene zu verstehen haben welche verursacht werden durch Reize, welche in gleicher Zeit zugeführt sind und wobei die äuszeren und inneren Umstände so viel wie möglich dieselben sind. Es wird sich zeigen, dasz es in vielen Fällen unerläszlich ist ungleichartige Krümmungen zu vergleichen. Schon hier darf darauf hingewiesen werden dasz man dabei vor unüberwindliche Beschwerden zu stehen kommt. Erst wenn es möglich sein wird mathematisch die Summation induzierter Krümmungsneigungen zu berechnen, werden ungleichartige Krümmungen verglichen werden können. Die Schwierigkeit ungleichartige Krümmungen zu vergleichen haben viele Untersucher gefühlt. Hierdurch ist man auch dazu gekommen so groszen Wert auf die Schwellenbestimmungen zu legen. Hätte man wirklich mit einer Reizschwelle gearbeitet so würde man die Schwierigkeit mit ungleichartigen Krümmungen zu arbeiten überwunden haben. Es hat sich aber gezeigt dasz man nicht mit einer wirklichen Schwelle gearbeitet hat. Das Bestreben so viel wie möglich schwache ungleichartige Krümmungen zu vergleichen hat die Schwierigkeiten durchaus nicht gelöst sondern sie in ein Gebiet versetzt, wo die relativen Differenzen weniger leicht beobachtet werden können.

§ 10. Abhängigkeit der Krümmungsstärke von der Energie bei nicht durch Schwerkraftwirkung beeinfluszten Krümmungen.

Ueber die Frage, wie der Verlauf einer geotropischen Krümmung abhängig von der Stärke des Reizes sei, wenn die Pflanzen nach der Beleuchtung der einseitigen Wirkung der Schwerkraft entzogen seien, können hier nur einige oriëntierende Versuche mitgeteilt werden. Es ist nicht überflüssig darauf hinzuweisen, dasz insbesondere von dergleichen Bestimmungen eine Lösung der oben besprochenen Problemen erhofft werden kann. Unerläszlich für diese Versuche ist ein zuverlässiger Klinostat.

Neben dem Pfefferschen Klinostaten, womit alle Versuche in Utrecht angestellt worden sind, habe ich während eines Aufenthaltes im Groninger Botanischen Institut, die Gelegenheit benutzt einige Bestimmungen mit dem van Harreveldschen[1]) Klinostate auszuführen. Dieser Klinostat ist als gewöhnlicher Klinostat vollkommen zuverlässig, als intermittierender hat er durch seine schwerere Konstruktion und genauere Zeitregulierung grosze Vorteile über den Fittingschen, aber er besitzt natürlich gleichfalls die Beschwerden, welche notwendig mit dem Intermittieren verbunden sind, die einer möglichen Unregelmäszigkeit während des Ueberganges von einer Lage in die andere. Diese Beschwerden sind aber bei gleichmäsziger Verteilung des Gewichtes um die Achse des Klinostaten nicht sehr grosz.

Es ist die Frage ob auch bei phototropischen Krüm-

[1]) Van Harreveld, Ph. Ein Universal-klinostat. Recueil d. Trav. Bot. Néerl. Vol. IX, 1912.

mungen, wobei der Einflusz der einseitig wirkenden Schwerkraft aufgehoben ist ein Unterschied zwischen schwachen und stärkeren gemacht werden kann und worin sie sich unterscheiden. Einige in der in § 4 beschriebenen Weise verfertigten Zeichnungen machen es möglich auf diese Frage eine vorläufige Antwort zu geben. Diese Beobachtungen beziehen sich auf Reizungen bei Energiemengen von 13,2 M.K.S. (Fig. 4), 25 M.K.S. (Fig. 5), 120 M.K.S. (Fig. 6), vergl. dazu noch Fig. 11 und 12 bei 7,25 M.K.S. (Temp. 25 C.).) Es zeigt sich überzeugend, dasz auch jetzt die stärkere Reizung eine stärkere Krümmung verursacht. Bei der schwachen Reizung von 13,2 M.K.S. erreicht die Krümmung bald ein Maximum da sich hier nur ein kleiner Teil der Pflanze krümmt, und dieser sich schon nach wenigen Stunden gerade streckt. Bei einer starken Krümmung erreicht aber jede Zone ein Maximum; die oberen Zonen fangen zuerst an sich zu krümmen und strecken sich auch zuerst gerade. Nur wenn die Krümmung in den nicht mehr wachsenden Teil der Basis gekommen ist, wird sie fixiert. Die ganze Pflanze ist dann auszer dem Knick in der Basis vollkommen gerade. Es ist aber auszerordentlich schwierig für eine bestimmte Zone festzustellen, wann die Geradestreckung anfängt. Ein autotropische Bewegung über den Nullstand hinaus ist bei diesen Versuchen nie bemerkt worden; die Beobachtungen welche hierüber in der Literatur zu finden sind, müssen auf andere Weise interpretiert werden.

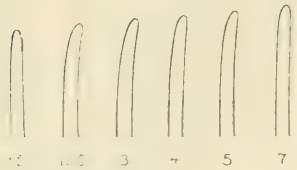


Fig. 4.

Positiv phototropische Krümmung. Reizstärke 13,2 M.K.S. (in 2 Sek.) 17,5° C. Nach der Beleuchtung auf dem intermittierenden Klinostaten.

Die zwei ersten Zahlen geben die Zeit an nach dem Anfang der Reizung in Minuten, die übrigen in Stunden.

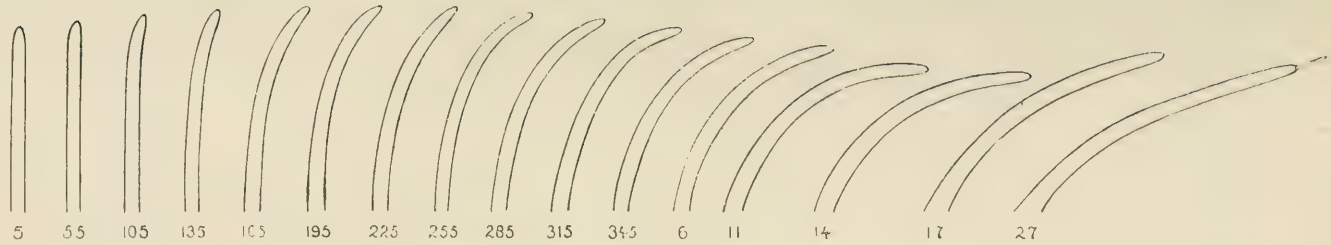


Fig. 5.

Positiv phototropische Krümmung. Reizstärke 25 M.K.S. Temp. 17,5° C. Nach der Beleuchtung auf dem intermittierenden Klinostaten. Die 11 ersten Zahlen geben die Zeit nach dem Anfange der Reizung in Minuten an, die übrigen in Stunden.

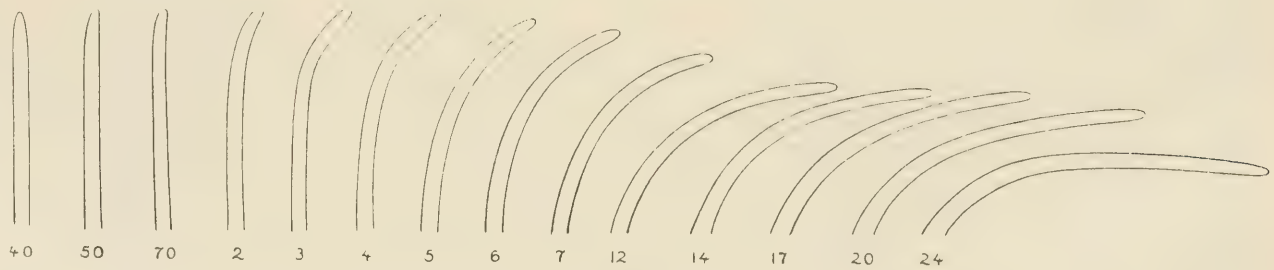


Fig. 6.

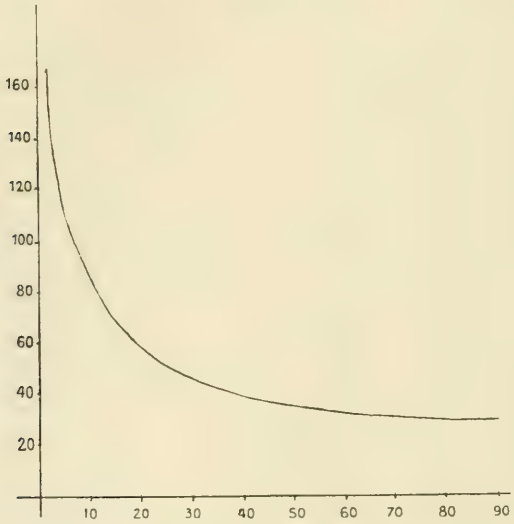
Positiv phototropische Krümmung. Reizstärke 120 M.K.S. (in 4 Sek.) 17,5° C. Nach der Beleuchtung auf dem intermittierenden Klinostaten.

Die 3 ersten Zahlen geben die Zeit nach dem Anfange der Reizung in Minuten an, die übrigen in Stunden.

§ 11. Abhängigkeit der experimentellen Reaktionszeit von der Reizstärke.

In § 5 wurde die experimentelle Reaktionszeit definiert als die Krümmungszeit, welche zu einer eben sichtbaren makroskopischen Krümmung gehört.

Hier ist zu untersuchen ob die Reaktionszeit ähnlich wie die Stärke der Krümmung von der Reizstärke abhängig ist. Auch dieses Problem ist zu ausführlich um hier ganz untersucht zu werden. Die Beobachtungen beschränken sich auf den einfachsten Fall dasz die Energie womit gereizt wird in kurzer Zeit zugeführt wird, während in diesem § nur Energiemengen von 1—100 M.K.S. besprochen werden. Die Genauigkeit, womit die Reaktionszeit



Energie in M.K.S.

Fig. 7.

Beziehung zwischen Energie und der Zeit, bis die Krümmung eben makroskopisch beobachtet werden kann. Temp. 17,5° C. Zeit auf dem Ordinat in Minuten.

bestimmt werden kann, ist bei starken Krümmungen ziemlich grosz, bei äuszerst schwachen Krümmungen, wo die Asymmetrie ganz leise zunimmt, viel geringer. Die hier mitgeteilten Werte für die Reaktionszeit beanspruchen keine grosze Genauigkeit und haben nur den Zweck orientierende Uebersicht zu geben. Fig. 7 gibt ein Bild der starken Zunahme der Reaktionszeit bei Abnahme der Reizstärke.

Bei der sehr schwachen Energiemenge von 5 M.K.S. tritt die Spitzenasymmetrie erst nach ungefähr 2 Stunden auf. Bei 50 M.K.S. beträgt die Reaktionszeit nur 30 Minuten und erreicht damit ihren kleinsten Wert.

Obwohl in § 6 gefunden wurde, dasz die Krümmungsstärke auch bei Reizen von 50—100 M.K.S. zunimmt, ist doch die kleinste Reaktionszeit schon bei 50 M.K.S. erreicht. Nur bei Reizungen zwischen 1 und 50 M.K.S. würde es also möglich sein, die Reaktionszeit als Masz für die Stärke der Reizung zu benutzen. Um zuverlässige Werte für die Reaktionszeit zu erhalten, wird man nicht den Augenblick bestimmen müssen, worauf die Reaktion eben sichtbar wird, da dieser sehr von der individuellen Variabilität des Beobachters und der Pflanze abhängt, sondern den Augenblick wo eine Krümmung einer bestimmten meszbaren Stärke erreicht wird. Diese Methode ist das Analogon der in § 8 beschriebenen Bestimmung der nach einer bestimmten Zeit erreichten Krümmungsstärke. Sie ist aber experimentell viel schwieriger auszuführen und ist dadurch weniger geeignet die Stärke der Reaktion zu messen.

§ 12. Schwellenbestimmung.

Aus dem Gesagten geht hervor, dasz der Effekt einer Beleuchtung geringer ist je nachdem die zugeführte Energiemenge auch geringer ist. Ein schwächerer Effekt äuszert

sich in einem später Sichtbar werden der Krümmung (längere Reaktionszeit) und im Erreichen einer geringeren maximalen Stärke. Die Frage ist jetzt ob man experimentell einen Schwellenwert für die Stärke des Reizes feststellen kann, worunter gar keine Krümmungen auftreten. In § 6 ist darauf hingewiesen, dasz je nachdem mehr Sorge und Akkuratesse auf die Experimente verwendet wird der Uebergang von starken in schwache Krümmungen allmähliger stattfindet. Man braucht sich also auch nicht zu wundern, dasz es ganz unmöglich ist eine Energiemenge anzugeben, wobei die Krümmung plötzlich unsichtbar wird. Eine scharfe Grenze besteht nicht und ist nur künstlich zu ziehen. In diesem Augenblicke musz es für experimentell unmöglich gehalten werden einen Schwellenwert für das Auftreten der Reaktion festzustellen. Ganz unabhängig von dieser experimentellen Schwierigkeit ist die Frage, welche später noch zu berücksichtigen ist, ob es theoretisch notwendig sei, dasz eine Energieschwelle bestehe. Experimentell ist es nur gestattet mit einer Krümmung von bestimmter Stärke zu arbeiten. Die Bestimmung des wirklichen Anfangs der sichtbaren Reaktion (theoretische Reaktionszeit) und des Schwellenwertes des Reizes, welcher eben noch eine Krümmung veranläszt, sind zwei analoge Fälle, welche in diesem Augenblicke als experimentell unlösbar betrachtet werden müssen.

ABSCHNITT II.

Die negative Reaktion.

§ 13. Die negative Reaktion.

In Tabelle 3 sind die Werte zusammengestellt worden welche für die maximale Krümmungsstärke bei gröszeren Lichtmengen als 100 M.K.S. gefunden worden sind. Auch bei diesen Versuchen war der Reizdauer 10 Sek. und die mittlere Temperatur 17,5° C. so dasz diese Tabelle sich der Tabelle 1 anschlieszt.

TABELLE 3.

Lichtenergie in M. K. S.	Stärke der max. Kr. in mM. (Anzahl Planzen.)	Zeit bis die max. Kr. erreicht ist.
100	5 (31)	± 230 Min.
140	4,7 (26)	
237	5,4 (24)	
560	4,- (31)	
1500	3,- (49)	± 150 Min.
2800	1,2 (82)	± 120 Min.

Aus den hier für die maximale Krümmung gefundenen Werten geht hervor, dasz von 100—137 M.K.S. die Krümmung ungefähr gleich stark bleibt, dasz sie aber bei noch stärkerer Energie

schwächer wird. In der letzten Kolomne dieser Tabelle sind die Zeiten aufgenommen, wo die maximale Krümmung erreicht wird. Aus den Zahlen kann man sehen, dasz dies bei gröszeren Energiemengen früher stattfindet.

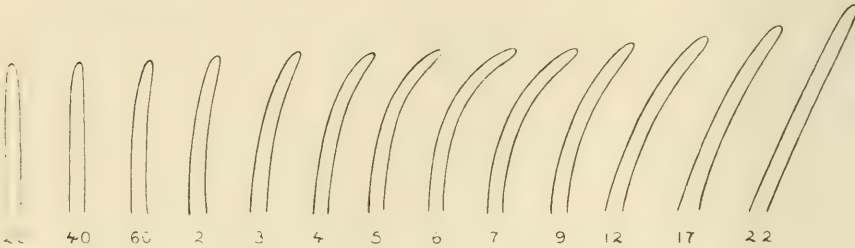


Fig. 8.

Positiv phototropische Krümmung. Reizstärke 1800 M.K.S. (in 60 Sek.) 17,5° C.

Nach der Beleuchtung auf dem intermittierenden Klinostaten.

Die 3 ersten Zahlen geben die Zeit nach dem Anfang der Reizung in Minuten an, die übrigen in Stunden.

Fig. 8 gibt eine Abbildung einer derartigen Krümmung, wenn diese sich ungestört auf dem Klinostaten äuszern kann. Diese Pflanze war mit 1800 M.K.S. bei 18° C. gereizt worden und zeigt bei Vergleichung mit der in Fig. 6 (p. 69) abgebildeten Pflanze eine ansehnlich schwächere Krümmung, insbesondere in den späteren Krümmungsstadien.

Wird mit noch stärkerer Energie gereizt, so nimmt die positive Krümmung noch mehr ab und tritt das Zurückgehen der Krümmung früher auf. Dieses Zurückgehen der Krümming hat eine nähere Untersuchung bedürft, da diese Gegenreaktion sehr stark den Eindruck gab zu einer negativ phototropischen Krümmung zu führen.

Es stand vom Anfange an fest, dasz um diese Erscheinungen zu analysieren es absolut notwendig war die Induktion von Gegenkrümmungen durch

die Schwerkraft durch Rotation auf einem Klinostaten um horizontale Achse auszuschlieszen. Ein Teil dieser Versuche ist im Botanischen Institute in Groningen mit dem van Harreveldschen Klinostaten ausgeführt worden, in einem Zimmer für konstante Temperatur bei 25° C.

Bei diesen Versuchen ist nur eine Spitzenzone von 2 mM. oder weniger beleuchtet worden da aus Untersuchungen von Van der Wolk hervorgegangen war, dasz bei Beleuchtungen von mehr als 2000 M.K.S. in der Basis induzierte Krümmungen zu erwarten sind. Obwohl es sich bei näherer Untersuchung (v. Abschnitt III § 21) gezeigt hat, dasz diese Angaben ähnlich wie diejenigen Wilschkes nicht ganz richtig sind, so musz es doch als ein Vorteil betrachtet werden, dasz nur eine kleine Spitzenzone bei diesen Versuchen gereizt wurde.

In derselben Weise als in § 10 schon für eine positive Krümmung beschrieben worden ist, sind auch vom Krümmungsverlaufe einer negativen Krümmung, welche auf

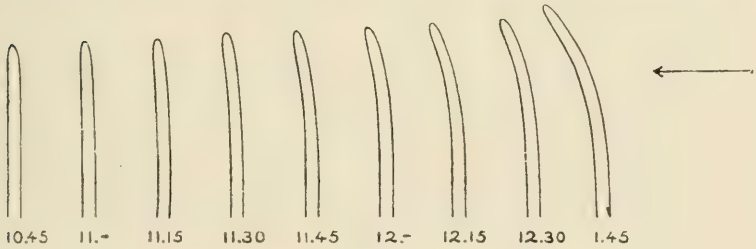


Fig. 9.

Negativ phototropische Krümmung eines Avenakeimlinges.
10,15 wurde die Spitzenzone (2 mM.) während 40 Sekunden mit einer Intensität von 340 M.K. von rechts beleuchtet. Nach der Beleuchtung auf dem intermittierenden Klinostaten. Temp. 25° Cels. Der Pfeil gibt die Lichtrichtung an.

dem Klinostaten ungestört stattfindet, Zeichnungen verfertigt worden.

Fig. 9 gibt den Verlauf einer rein negativen Krüm-

mung. Diese wurde durch eine Beleuchtung einer 2 mM. langen Spitzenzone mit einer Intensität von 340 M.K.S. während 40 Sek. bei 25° C. verursacht. Nach der Beleuchtung wurde das Pflänzchen an die horizontalen Achse des intermittierenden Klinostaten befestigt und mittels des Projektionszeichenapparates bei rotem Lichte die hier reproduzierten Zeichnungen verfertigt.

Nach 45 Minuten ist die Krümming schon deutlich sichtbar. Die Reaktionszeit für diese negative Krümmung ist also sicher kleiner als 45 Minuten. Genau so wie bei einer positiven Krümmung allmählich nicht beleuchtete Zonen an der Krümmung teilnehmen, breitet sich auch die negative Reaktion von der allein beleuchteten Spitzenzone nach den mehr basal gelegenen Zonen aus. Auch bei einer negativen Krümmung findet also Reizleitung statt.

Wird mit weniger Energie gereizt z. B. während 30 Sek. mit einer Intensität von 340 M.K., dann ist die negative Reaktion schwächer. Eine schwache positive Krümmung der Spitze geht ihr dann voraus.

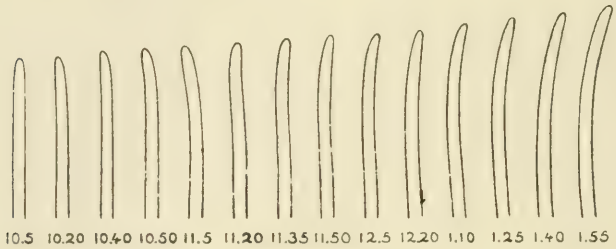


Fig. 10.

Positiv und negativ phototropische Krümmung eines Avenakeimlinges. 9.50 wurde eine Spitzenzone kleiner als 1 mM. während 30 Sekunden mit einer Intensität von 340 M.K. von links beleuchtet. Bis 11.5 eine positive Krümmung, später eine starke negative. Nach der Beleuchtung auf dem intermittierenden Klinostaten. Temp. 25° Cels.

Wie man auf den in Fig. 10 reproduzierten Zeichnungen deutlich sehen kann fängt erst eine gewöhn-

liche positive Krümmung an. Indem die Basis sich noch weiter positiv krümmt, beginnt die Spitze eine Krümmung in der gegenübergestellte Richtung auszuführen. Auch an dieser Krümmung nehmen allmählich mehr basal gelegenen Zonen teil und es bleibt zum Schlusz eine schwache aber deutliche negative Krümmung.

Die Erklärung dieser kombinierten negativen und positiven Krümmung bringt einige Schwierigkeiten mit. Man könnte es sich verständlich machen durch die Annahme dasz in der äuszersten Spitze, dem empfindlichsten Teil des Koleoptyles, eine negative Krümmung induziert wird, indem eine mehr basale Zone, welche weniger empfindlich ist, die positive Krümmung verursacht. Diese Erklärung ist aber weniger plausibel da auch bei einer Spitzenzone, welche kleiner ist als 1 mM. diese Erscheinung auftritt. (Vergl. § 41). Werden diese verwickelten Phänomene nicht so wie hier mit Hilfe eines Klinostaten untersucht, dann ist es nie möglich mit Sicherkeit zu bestimmen ob ein Zurückgehen der positiven Krümmung durch die Schwerkraft verursacht wird oder durch das Zusammenwirken der Schwerkraft mit negativer Krümmung.

§ 14. Die Energiemengen bei welchen eine negative Krümmung auftritt.

Um eine Idee zu bekommen von welchen Umständen das Zustandekommen negativer Krümmungen abhängt, ist es erwünscht den Effekt verschiedener in verschiedenen Zeiten zugeführten Energiemengen systematisch zu untersuchen.

Die grosze Anzahl Versuche, welche schon für eine vorläufige Orientierung erfordert werden, hat es unmöglich gemacht diese Erscheinungen in Detail zu untersuchen. Nur die Reaktionsweise wurde bestimmt.

In den Tabellen 4—11 sind die Beobachtungen zusammengestellt worden, welche sich auf das Gebiet wo negative Krümmungen vorkommen beziehen, nach den Intensitäten womit gereizt worden ist, geordnet. Für die Bestimmung jedes Wertes sind wenigstens 20 Pflanzen benutzt worden, meistens aber viel mehr. Die wichtigen Punkte sind mehrere Male und unter verschiedenen Umständen untersucht. Die Genauigkeit der bestimmten Zahlen ist unter den gegebenen Umständen hauptsächich von der Konstanz der Lichtquelle abhängig: der hierdurch verursachte Fehler ist sicher nicht weniger als 10 %.

Tabelle 4.

Intensität 1,4 M.K.

Reizdauer.	Energie.		
10 Min.	840 M.K.S.	+	
15 Min.	1260 M.K.S.	+	schwache geotr. Aufr.
20 Min.	1680 M.K.S.	+	„ „ „
24 Min.	2016 M.K.S.	+	„ „ „
26 Min.	2184 M.K.S,	+	„ „ „
30 Min.	2520 M.K.S.	+	

Tabelle 5.

Intensität 5,5 M.K.

Reizdauer.	Energie.		
6 Min.	1980 M.K.S.	+	schwache geotr. Aufr.
10 Min.	3300 M.K.S.	+	„ „ „
14 Min.	4620 M.K.S.	+	später — (schwach)
15 Min.	4950 M.K.S.	+	später — (schwach)
20 Min.	6600 M.K.S.	+	später — (schwach)
25 Min.	8250 M.K.S.	+	
30 Min.	9900 M.K.S.	+	
40 Min.	13200 M.K.S.	+	

Tabelle 6.

Intensität 12 M.K.

Reizdauer.	Energie.	
5 Min.	3600 M.K.S.	—
7 Min.	5040 M.K.S.	+ später — (schwach)
10 Min.	7200 M.K.S.	+ später — (stark)
15 Min.	10800 M.K.S.	+ später — (stark)
20 Min.	14400 M.K.S.	+ später — ?
25 Min.	18000 M.K.S.	—

Tabelle 7.

Intensität 100 M.K.

Reizdauer.	Energie.	
40 Sec.	4000 M.K.S.	+
50 Sec.	5000 M.K.S.	+ später —
60 Sec.	6000 M.K.S.	—
90 Sec.	9000 M.K.S.	—
5 Min.	30000 M.K.S.	—
7 Min.	42000 M.K.S.	—
10 Min.	60000 M.K.S.	+ ? später —
11 Min.	66000 M.K.S.	+ später — ?
13 Min.	78000 M.K.S.	+
15 Min.	90000 M.K.S.	+
20 Min.	120000 M.K.S.	+

Tabelle 8.

Intensität 450 M.K.

Reizdauer.	Energie.	
5 Sec.	2250 M.K.S.	+
10 Sec.	4500 M.K.S.	+ später —
30 Sec.	13500 M.K.S.	—
1 Min.	27000 M.K.S.	—
2 Min.	54000 M.K.S.	—
4 Min.	108000 M.K.S.	— ?
5 Min.	135000 M.K.S.	+ ? oder 0

6 Min.	162000 M.K.S.	+ ?
7 Min.	189000 M.K.S.	+
10 Min.	270000 M.K.S.	+
20 Min.	540000 M.K.S.	+
30 Min.	810000 M.K.S.	+

Tabelle 9.

Intensität ± 1800 M.K.

Reizdauer.	Energie.	
5 Sec.	9000 M.K.S.	—
10 Sec.	18000 M.K.S.	—
20 Sec.	36000 M.K.S.	0
40 Sec.	72000 M.K.S.	+ ?
90 Sec.	162000 M.K.S.	+ (schwach)
150 Sec.	270000 M.K.S.	+ (schwach)
5 Min.	540000 M.K.S.	+ (schwach)
10 Min.	1080000 M.K.S.	+ (schwach)
20 Min.	2160000 M.K.S.	+ (schwach)

Tabelle 10.

Intensität ± 4600 M.K.

Reizdauer.	Energie.	
1 Sec.	4600 M.K.S.	— ?
2 Sec.	9200 M.K.S.	+ ? später —
4 Sec.	18400 M.K.S.	+ (schwach)
8 Sec.	36800 M.K.S.	+
16 Sec.	73600 M.K.S.	+ (stark)
30 Sec.	138000 M.K.S.	+ (stark)
4 Min.	1104000 M.K,S.	+
15 Min.	4140000 M.K.S.	+ ??
60 Min.	16560000 M.K.S.	+ ?

Tabelle 11.

Intensität ± 20000 M.K.

Reizdauer.	Energie.	
± ½ Sec.	± 10000 M.K.S,	— (schwach)
2 Sec.	40000 M.K.S.	—
10 Sec.	200000 M.K.S.	+
40 Sec.	800000 M.K.S.	+ (schwach)
4 Min.	4800000 M.K.S.	0

Tabelle 9 von Blaauw.

Intensität 40000 M.K.

Reizdauer.	Energie.	
1 Sec.	40000 M.K.S.	+
1 Min.	2400000 M.K.S.	0
10 Min.	24000000 M.K.S.	0
100 Min.	240000000 M.K.S.	+ (schwach)

Wenn diese Versuche, ausgenommen diejenigen mit der höchsten Intensität sind bei 23° C. im Zimmer für Konstante Temperatur im Laboratoriumsgewächshause angestellt worden (diejenigen mit den zwei höchsten Intensitäten im Vorlesungszimmer mit elektrischem Bogenlichte bei 20° C.)

Immer sind die Pflanzen nach der Beleuchtung auf den Klinostaten gestellt worden, sodasz sie um die horizontale Achse drehend keine Gegenwirkung der Schwerkraft empfanden.

Wenn man die Resultate näher betrachtet, zeigt es sich dasz bei 1.4 M.K. (Tab. 4) nur ein ziemlich kleines Gebiet untersucht worden ist. Die Ursache ist, dasz es nicht möglich ist bei solchen schwachen Intensitäten wie 1,4 M.K. Versuche mit längerer Reizdauer auszuführen. Schon nach 30 Minuten sind die Spitzen deutlich positiv gekrümmt. Im Abschnitt V wird die Erscheinung besprochen werden, dasz Licht das die Pflanzen unter einem kleineren Winkel

als 90° trifft eine andere Wirkung hat als Strahlen, welche die Pflanze senkrecht treffen. Wird also beleuchtet, indem die Spitze schon gekrümmt ist, so müssen die Ergebnisse unzuverlässig werden. Eine andere Beschwerde, dasz die Schwerkraft der Krümmung schon während der Beleuchtung entgegenarbeitet und dadurch eine geotropische Gegenkrümmung induzieren könnte, würde man noch überwinden können indem man die Pflanzen schon während der Beleuchtung auf dem Klinostaten um horizontale Achse drehen läszt. Die erste Beschwerde ist aber überwiegend gewesen um nicht länger als 30 Minuten zu beleuchten. In der Tabelle kann man sehen, dasz bis zu 30 Minuten Reizdauer keine negative Krümmung auftritt. Es wird noch auf andere Weise gezeigt werden, dasz es sehr unwahrscheinlich ist, dasz bei dieser schwachen Intensität auch bei längerer Beleuchtung negative Krümmungen auftreten sollten. (vergl. § 16)

Die in der Tabelle mitgeteilten geotropischen Aufrichtungen beziehen sich auf Beobachtungen, wobei die Pflanzen nicht auf den Klinostaten kamen sondern die Schwerkraft der Krümmung entgegenwirkte. Wenn in den zwei ersten Stunden nach der Beleuchtung eine entgegengesetzt gerichtete Krümmung d.h. eine geotropische Aufrichtung sichtbar wird, ist das in dieser und der folgenden Tabelle angegeben worden.

Bei 5.5 M.K. (Tab. 5) tritt, wie lange auch beleuchtet wird, immer eine positive Krümmung auf. Bei sorgfältiger Untersuchung hat es sich aber gezeigt, dasz bei Reizungen von 14—20 Minuten nach der positiven Krümmung eine schwache negative sichtbar wird. Nur die Spitze krümmt sich schwach negativ, indem die Basis ganz positiv gekrümmt bleibt. Ein mit diesen Lichtmengen gereizter Keimling zeigt also die ersten zwei Stunden nach der Reizung eine normal verläufende positive Krümmung.

Nach ungefähr zwei Stunden wird dann die Spitze

asymmetrisch, indem die ganze Basis ihre positive Krümmung behält. Diese negative Asymmetrie der Spitze ist zu schwach um zu den basalen Zonen weitergeleitet zu werden. Eine dergleiche Krümmung ist auf Tafel I fig. 1 abgebildet worden, wo die Keimlinge 1 und 4 von rechts diese Erscheinung zeigen.

Bei der Intensität 12 M.K. (Tab. 6) sind die Erscheinungen dieselben als bei 5,5 M.K. Bei allen Beleuchtungszeiten eine positive Krümmung, indem in einem kleinen Gebiete nach der positiven eine negative Krümmung auftritt. Hier ist aber die negative Krümmung stärker als bei 5,5 M.K. und führt indem sie sich über mehr basale Zonen ausbreitet zu einer deutlichen S Form.

Bei allen stärkeren untersuchten Intensitäten ist es möglich eine rein negative Krümmung zu bekommen d.h. dasz keine makroskopisch wahrnehmbare positive Krümmung der negativen vorangeht.

Man kann hier also abhängig von der Dauer der Reizung, die folgenden Fälle unterscheiden: positive Krümmung; positive Krümmung welcher eine negative folgt; negative Krümmung (abgebildet in Fig. 9); positive Krümmung, welcher eine negative folgt; positive Krümmung.

Die Kombinationen von positiver und negativer Krümmung kommen abhängig von der Stärke des Reizes in allen Variationen vor.

Die Werte, welche für die 3 stärksten Intensitäten hier mitgeteilt sind, beanspruchen keine quantitative Genauigkeit. Sie dienen nur um zu zeigen, dasz bei den stärksten Lichtintensitäten sich gleichfalls die obengenannten Erscheinungen vorfinden. Zum Vergleich ist hier auch eine Tabelle aus Blaauw's Perzeption des Lichtes aufgenommen worden.

Es zeigt sich, dasz Blaauw zufälligerweise nicht die

Energiemenge benutzt hat, welche eine negative Krümmung zu Folge hat. Die Ursache dessen ist, dasz bei diesen starken Lichtintensitäten das Gebiet wo negative Krümmungen auftreten äuszerst klein ist und Blaauw negative Krümmungen erst bei sehr groszen Energiemengen erwartete.

§ 15. Die Gültigkeit der Produktregel für die negative Krümmung.

Untersucht man bei welcher Energiemenge die negative Krümmung zuerst auftritt dann zeigt sich, dasz dies bei allen Intensitäten bei ungefähr demselben Wert von 4000 M.K.S. stattfindet. Ob bei 1,4 M.K. auch noch eine negative Krümmung aufgetreten wäre ist nicht mit Sicherkeit zu sagen; auf Grund der Ergebnisse von § 16 nicht wahrscheinlich.

Für die negative Krümmung kann also die Regel festgestellt werden, dasz wenn die negative Krümmung auftritt, sie immer bei derselben Energiemenge aufzutreten anfängt. Ebenso wie für die positive Krümmung ist auch hier die Produktregel gültig.

Eine starke Abweichung von den Zahlen, welche hier für den Anfang der negativen Krümmung mitgeteilt sind, zeigt eine Reihe von Beobachtungen welche Clark[1]) unabhängig von dieser Untersuchung publiziert hat.

In Tabelle 12 ist eine vergleichende Uebersicht der von ihm und mir gefundenen Werte gegeben worden.

Merkwürdig ist, dasz Clark bei schwachen Intensitäten schon bei kleinen Energiemengen negative Krümmungen auftreten sieht. Wenn dies richtig wäre, würde es für

[1]) Clark, O. L. Ueber negativen Phototropismus bei *Avena sativa*. Zeitschrift f. Botanik. Bd. 5. 1913.

Tabelle 12.

Einseitige Beleuchtung.

	Intensität in M. K.							
	1,4	5,5	12	100	450	1800	4600	20000
Negative Krümmung beginnt bei	Immer positiv.	± 4000 M.K.S.					nicht bestimmt ± 10.000 M.K.S. neg.	
2e Positive Krümmung beginnt bei		8250	18000	78000	135000	± 72000	± 18000	± 20000
Reizdauer für 2e pos. Krümmung		25 Min.	25 Min.	13 Min.	5 Min.	40 Sec.	4 Sec.	1 Sec.

Einseitige Beleuchtung nach Clark.

	1,25	5	16	100	400	2500
Neg. Krümmung beginnt bei	500—900	± 900	± 2000—2500			
2e pos. Kr. beginnt bei	2300	7500	18000	34000	480000	4500000

die Auffassung der negativen Krümmung und die Wirkung groszer Energiemengen wichtig sein. Es können aber wider die Beobachtungen Clark's Beschwerden angeführt werden, infolgederen es besser ist keinen groszen Wert auf seine Zahlen zu legen. Es ist mit grossem Nachdruck betont worden, dasz nur dann zu einer negativen Krümmung beschlossen werden kann wenn durch Rotation um die horizontale Achse eines Klinostaten das Auftreten von Gegenkrümmungen, welche durch die Schwerkraft induziert sind, verhindert worden ist. Werden die Pflanzen nach

der Beleuchtung nicht auf den Klinostaten gestellt, so treten geotropische Gegenkrümmungen auf, welche den negativ phototropischen Krümmungen ähneln. In den Tabellen 4 und 5 ist aufgenommen worden bei welcher Reizdauer diese Gegenkrümmungen schon 2 Stunden nach dem Anfange der Beleuchtung sichtbar geworden sind.

In den Figuren 2 und 3 Tafel I sind Photographieen von Pflanzen gegeben worden, welche bei einer Intensität von 5 M.K. während 5 Minuten gereizt worden sind. Die Pflanzen, welche nicht auf dem Klinostaten waren, zeigen eine deutliche Gegenkrümmung. Die Kontrollepflanzen auf dem Klinostaten beweisen, dasz diese Gegenkrümmung keine phototropische ist, sondern dasz sie durch die Schwerkraft induziert wurde.

Stellt man also die Pflanzen nach der Beleuchtung nicht auf den Klinostaten so ist die Uebereinstimmung mit den von Clark mitgeteilten Werten merkwürdig viel gröszer. Wie Herr Prof. Jost so liebenswürdig war mitzuteilen hat Clark seine Pflanzen nach der Beleuchtung nie auf einem Klinostaten um horizontale Achse rotieren lassen. Man kann hier also fast mit Sicherheit seine abweichende Resultate seiner Methodik zuschreiben.

§ 16. Das nicht Auftreten negativer Krümmungen bei schwachen Intensitäten.

Neben den Beobachtungen, welche auf oben beschriebene Weise verrichtet wurden, sind noch mit einer einigermaszen geänderten Aufstellung einzelne Versuchen ausgeführt worden um zu versuchen festzustellen ob bei schwächeren Intensitäten als 5,5 M.K. eine negative Krümmung zu bekommen ist.

Es ist schon darauf hingewiesen worden, dasz es nicht möglich ist wegen des Auftretens der positiven Krümmung während der Dauer der Beleuchtung und der hierdurch

geänderten Beleuchtungsumstände dieses Problem auf die bis jetzt gefolgte Weise zu lösen.

Als Lichtquelle ist für diese Versuche ein 10 Volt Lampe benutzt worden, welche mit konstant gehaltener Stromstärke auf einer Akkumulatorenbatterie brannte. Bei diesen Versuchen wurde jedesmal eine Reihe Keimlinge hinter einander aufgestellt und die Entfernung bis zur Lichtquelle bestimmt wobei eine negative Asymmetrie eben noch beobachtet werden konnte. Alle Pflanzen wurden gleich nach der Beleuchtung auf Pfeffersche Klinostaten gestellt um die geotropische Gegenkrümmung auszuschlieszen. Die auf diese Weise gefundenen Werte für das erste Auftreten der negativen Krümmung sind kleiner als diejenigen welche schon im vorigen Paragraphen mitgeteilt worden sind.

Bei der Beurteilung dieses Unterschiedes hat man damit Rechnung zu tragen, dasz bei dieser Aufstellung

1°. die Zusammensetzung des Lichtes nicht dieselbe war,

2°. die Intensität des Lichtes vollkommen konstant war, sodasz die hier gefundenen Werte einen geringeren Fehler haben,

3°. die Grenze wo noch eine Asymmetrie zu sehen ist auf diese Weise sorgfältiger bestimmt worden kann,

4°. die Pflanzen bei konstanter Temperatur gezogen sind. (v. § 19)

Die Ergebnisse verschiedener Versuche zeigen eine genügende Uebereinstimmung.

Tabelle 13.

Bestimmung des Anfanges der negativen Krümmung. Die Beleuchtungsstärke beträgt auf 1 M. Entfernung 5 M.K.

Reizdauer	Negative Krümmung wird sichtbar	Energie
5 Min.	bei 84,5 cM. von der Lichtquelle	2100 M.K.S.
10 Min.	bei 125 cM. von der Lichtquelle	1920 M.K.S.
16 Min.	bei 110 cM. von der Lichtquelle	2100 M.K.S.
25 Min.	keine negative Krümmung,	

Bei Beleuchtungen von 5—16 Minuten tritt die negative Krümmung bei 2000 M.K.S. auf. Bei einer Beleuchtungsdauer von 25 Minuten wird aber gar keine negativ phototropische Krümmung sichtbar. Hiermit ist bewiesen, dasz bei Intensitäten wobei nicht in weniger als etwa 25 Minuten die Energiemenge erreicht ist, welche eine negative Krümmung verursacht gar keine negative Krümmung auftreten kann. Man kann also den Schlusz ziehen, dasz bei schwachen Intensitäten, wie lange auch die Beleuchtung fortgesetzt wird, nie eine negative Krümmung erscheinen wird.

§ 17. Die „zweite positive Krümmung".

Pringsheim [1]) und Clark [2]) haben einen Unterschied gemacht zwischen einer ersten und einer zweiten positiven Krümmung. Aus dem bereits Mitgeteilten geht hervor, dasz man bei denjenigen Intensitäten wo eine rein negative Krümmung auftritt wirklich eine dergleiche Scheidung machen kann.

Bei Intensitäten, welche schwächer als 100 M.K. sind wo aber doch noch eine negative Krümmung sichtbar wird, sind damit schon Schwierigkeiten verbunden da immer erst eine positive Krümmung auftritt. Wird hier eine negative Krümmung sichtbar, so ist sie schwach und tritt sie erst auf nachdem schon eine deutliche positive Krümmung erreicht worden ist. Bei den schwächsten Intensitäten ist es aber ganz unmöglich diese Scheidung zu machen, da hier nie eine negative Krümmung auftritt. Das Einführen der Namen erste und zweite positive Krümmung hat nur dann Zweck, wenn ein qualitativer Unterschied gezeigt

[1]) Pringsheim, E. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen 9. 1907 1909. 10. 1913.

[2]) Clark, O. L. Ueber negativen Phototropismus bei *Avena sativa*. Zeitschr. f. Bot. Bd. 5. 1913.

werden kann. Es ist aber ganz unmöglich am Krümmungsverlaufe zu sehen, welche von den beiden sie ist. Die Angabe Clarks über die Dauer der Reaktionszeiten, welche für die erste positive Krümmung 1 Stunde für die negative 2 bis $2^1/_2$ Stunde und für die zweite positive 1 Stunde 15 Min. betrüge, ist falsch, da entweder für die positiven Krümmungen oder für die negativen die Reaktionszeit konstant ist. Eine erste positive Krümmung kann ebensogut wie eine sogenannte zweite schon nach einer halben Stunde sichtbar werden, dieses wird aber wie schon besprochen ist von der Stärke der Reaktion abhängig sein. Eine rein negative Krümmung ist wie aus Fig. 9 hervorgeht schon nach 45 Minuten aufgetreten. Ebenso wenig ist in der Stärke der Krümmung ein Unterschied zu finden, da sowohl erste als zweite positive Krümmung in allen Stärken vorkommen. Wohl kann eine zweite positive Krümmung eine viel gröszere Stärke erreichen als je eine erste positive, wie z. B. die Krümmung zeigt welche in Fig. 4 auf Tafel I abgebildet worden ist; diese ist nach einer Beleuchtung von 45 Minuten mit einer Intensität von 5,5 M.K. entstanden. Doch auch das ist kein qualitativer Unterschied. Eben die Erscheinung, dasz bei sehr schwachen Intensitäten gar keine negative Krümmung auftritt und hier also erste und zweite positive Krümmung allmählig in einander übergehen, macht es wahrscheinlich dasz auch bei den stärkeren Intensitäten kein qualitativer Unterschied besteht.

Die mitgeteilten Beobachtungen geben viel mehr den Eindruck, dasz die negativen Erscheinungen sozusagen auf die positive Krümmung superponiert werden und dasz nur dann, wenn die negative Reaktion sehr stark ist, die positive Krümmung supprimiert wird. Man hat sich also nicht mit Clark die Frage zu stellen: unter welchen Umständen tritt die zweite positive Krüm-

mung auf, sondern diese: warum kommt bei einen gewissen Reizungsdauer die negative Krümmung nicht zu Stande?

Aus den Zahlen von Tabelle 12 geht hervor, dasz das Sichtbarwerden der negative Reaktion bei einer bestimmten Energiemenge stattfindet. Nach Analogie könnte man sich abfragen ob auch das nicht mehr Auftreten der negativen Krümmung bei längerer Beleuchtung, von einer bestimmten Energiemenge abhängig sei.

In Tabelle 12 (p. 85) sind auch die Energiemengen, wobei die negative Krümmung nicht mehr auftritt, zusammengestellt worden. Unzweifelbar sind die Energiemengen nicht für alle Intensitäten dieselben. Es scheint ein Maximum bei der Intensität von 450 M.K. zu liegen da sowohl bei stärkeren als bei schwächeren Intensitäten eine kleinere Energiemenge das Ende der negativen Reaktion bestimmt. Vergleicht man die in der selben Tabelle aufgenommenen Werte Clarks für den Anfang der zweiten positiven Krümmung so ist eine Uebereinstimmung da, insoweit auch seine Ergebnisse darauf weisen, dasz diese Erscheinung nicht bei konstanter Energiemenge auftritt. Die Unterschiede sind aber wichtig genug um näher besprochen zu werden.

Ein Teil kann der Tatsache zugeschrieben werden, dasz Clark negative Krümmungen und geotropische Gegenkrümmungen nicht unterscheidet z. B. bei 1,25 M.K. Seine Werte für die Intensitäten 5 und 16 M.K. sind in genügender Uebereinstimmung aber bei denjenigen von 100 M.K. und mehr sind die Differenzen grosz. Es ist nicht möglich für diese Abweichungen eine Erklärung zu finden. Nur kann darauf hingewiesen werden, dasz die Werte der zwei höchsten Intensitäten womit hier gearbeitet worden ist und welche nicht von Clark untersucht worden sind obwohl sie sehr ungenau sein können doch in dieselbe Richtung weisen. Auszerdem stimmen sie sehr

gut mit den von Blaauw mitgeteilten Ergebnissen überein der auch bei diesen Lichtmengen positive Krümmungen erzielt hat.

Blaauw gibt in Tabelle 10 für eine Intensität von 400 M.K. an, dasz bei 182000 M.K.S. eine positive Krümmung auftritt. Dieser Wert stimmt besser mit dem hier gegebenen von 135000 M.K.S. als mit demjenigen Clarks 480000 M.K.S.; ebenso fand Blaauw für eine Intensität von 40000 M.K. bei 40000 M.K.S. eine schwache positive Krümmung, indem hier bei einer Intensität von 20000 M.K. bei 20000 M.K.S. eine positive Krümmung erhalten wurde.

Mit den Wahrnehmungen worauf sich die Zahlen für das Ende der negativen Krümmung stützen, kann ein Fehler verbunden sein welche verursacht wird indem die Pflanzen nicht bei konstanter Temperatur gezogen worden sind. Da aber die Vorbehandlung der Pflanzen bei diesen Versuchen immer dieselbe war, ist keine Veranlassung da, zu erwarten dasz die Vergleichungsmöglichkeit der Pflanzen untereinander dadurch beeinfluszt worden ist.

In Tabelle 12 ist auch die Zeit aufgenommen, worin die Energiemengen zugeführt worden sind welche das Ende der negativen Krümmung bestimmen. Diese Zeiten sind kleiner je nachdem die Intensität womit gereizt wurde gröszer ist. Der Prozesz, welcher das nicht mehr zu Stande kommen der negativen Krümmung verursacht, musz also abhängig sein von der Intensität womit gereizt wird.

§ 18. Eine zweite Abnahme der Stärke der positiven Reaktion bei starken Intensitäten.

Aus den Tabellen 10 und 11 geht hervor, dasz bei diesen starken Intensitäten eine zweite Abnahme der positiven Reaktion gefunden wird. In Tabelle 10 ist für die Intensität von ungefähr 4600 M.K. angegeben, dasz die

Krümmung nach einer Beleuchtung von 15 Minuten (4140000 M.K.S.) schwächer ist als bei Beleuchtungen von 16 und 30 Sekunden. In Tabelle 11 für eine Intensität von ungefähr 20000 M.K. wird bei einer Reizdauer von 4 Minuten keine Reaktion sichtbar, während bei kürzerer Reizdauer (2 und 10 Sek.) eine positive Krümmung erscheint. Auch in der hier aufgenommenen Tabelle Blaauws für 40000 M.K. tritt nach einer Minute keine Reaktion auf, wohl nach einer Sekunde. Es ist also bei Lichtmengen welche noch gröszer sind als diejenigen wobei positive Krümmung auftritt wieder eine Abnahme der Reaktionsstärke zu beobachten. Bei Clark und Pringsheim sind über diese Erscheinung keine Data zu finden.

§ 19. Einflusz der Temperatur auf die negative Krümmung.

Ueber den Einflusz der Temperatur auf die phototropische Empfindlichkeit sind einige Tatsachen durch die Untersuchungen von Nijbergh[1]) und Fräul. M. de Vries[2]) bekannt geworden. Beide haben nur ihren Einflusz auf die positive Reaktion studiert und sind zu ganz abweichenden Resultaten gekommen, Nijbergh fand dieselbe Empfindlichkeit für alle Temperaturen, Fräul. de Vries eine starke Abhängigkeit von der Temperatur wobei die Regel van 't Hoffs gelten würde. In Uebereinstimmung mit dieser letzten Untersuchung ist berücksichtigt worden, dasz die Temperatur einen sehr groszen Einflusz auf die Perzeption haben kann; deshalb haben die Versuche soviel wie möglich bei konstanter Temperatur statt gefunden.

[1]) Nijbergh, T. Über die Einwirkung der Temperatur auf die tropistische Reizbarkeit etiolierter Avena Keimlinge. Ber. D. Bot. Ges. Bd. 30. 1912.

[2]) de Vries, M. Proc. Kon. Ak. v. Wet. Amsterdam. 1913.

Auch im Laufe dieser Untersuchungen hat es sich gezeigt, dasz es sehr erwünscht ist grosze Sorge auf die Temperatur zu verwenden. Einige Data weisen darauf, dasz es wünschenswert wäre die Pflanzen bei konstanter Temperatur wachsen zu lassen und bei derselben Temperatur die Versuche geschehen zu lassen, da die Empfindlichkeit und die Wachstumsgeschwindigkeit sich relativ langsam einstellen. Aus diesem Grunde haben eine grosze Anzahl Versuche bei derselben Temperatur statt gefunden, wobei die Pflanzen gewachsen waren. Es wird sehr erwünscht sein, dasz auch der Einflusz der Temperatur auf die negative Krümmung untersucht wird. Der Anfang der negativen Krümmung ist ein äuszerst empfindliches Reagenz für den Einflusz äuszerer Umstände auf den Reizprozesz. Vielleicht wird es möglich sein etwas mehr über die Beziehung von positiver zu negativer Reaktion zu erkennen indem man die Aenderung der Kardinalpunkte bei verschiedenen Temperaturen untersucht.

ABSCHNITT III.

Die Empfindlichkeit der Basis.

§ 20. Methode.

Darwin[1]) hat schon darauf hingewiesen, dasz ein groszer Unterschied besteht zwischen der Spitze und der Basis von *Avena* Keimlingen. Selbst meinte er dasz die Basis gar nicht lichtempfindlich sei. Rothert[2]) hat in zahlreichen Versuchen gezeigt, dasz auch die Basis eine gewisse Empfindlichkeit besitzt obwohl sie viel weniger empfindlich sein würde als die Spitze. Van der Wolk[3]) und Wilschke[4]) haben versucht die kleinste Lichtmenge zu bestimmen, welche nötig ist um, wenn nur die Basis beleuchtet wird eine Krümmung zu veranlassen. Beide haben gefunden, dasz eine Menge von 20000 M.K.S. erfordert wird um eine Krümmung der Basis zu bekommen. Da eine Menge von 10—20 M.K.S. eine Spitzenkrümmung verursacht schlieszen sie zu einem groszen Unterschied in Lichtempfindlichkeit zwischen Spitze und Basis. Van der Wolk fand diesen Wert bei Beleuchtung der Hälfte des Keimlings, Wilschke beleuchtete Zonen von

[1]) Darwin, Ch. and F. The power of movements in plants. 1880.

[2]) Rothert, W. Ueber Heliotropismus. Beitr. z. Biol. der Pfl. Bd. VII. 1894.

[3]) Van der Wolk, P. C. Proc. Kon. Ak. v. Wet, Amsterdam. 1911.

[4]) Wilschke, A. Ueber die Verteilung der phototropischen Sensibilität in Gramineenkeimlingen und deren Empfindlichkeit für Kontaktreize. Sitz. ber. Kais. Ak. Wien. Math. naturw. Klasse. Bd. CXXII. Abt. I. 1913.

2. mM. und fand über die ganze Basis dieselbe Empfindlichkeit. Auch v. Guttenberg[1]) hat bei Versuchen über akropetale Reizleitung gefunden, dasz eine Beleuchtung von 40000 M.K.S. in einer Stunde zugeführt eine deutliche Krümmung der Basis verursacht.

Wilschke hat auf die von Rothert, van der Wolk und v. Guttenberg benutzte Methode kritik geübt. Er meint, dasz nur mit seiner Methodik zuverlässige Resultaten zu bekommen seien. Bei seiner Aufstellung fiel das Licht durch eine Spalte auf denjenigen Teil der Pflanzen dessen Lichtempfindlichkeit zu bestimmen war. An dieser Methode haften einige Beschwerden. Nur wenige Pflanzen können auf diese Weise zugleicherzeit beleuchtet werden. Um auszerdem eine genaue Beleuchtung einer bestimmten Zone zu bekommen musz die Entfernung von der Pflanze zur Spalte äuszerst klein sein und dadurch entsteht eine Gefahr für Kontaktkrümmungen. Ob bei dieser Methode, wenn eine breitere Spalte als bei den Versuchen Wilschkes benutzt wird keine Gefahr entsteht dasz die Spitze schwach beleuchtet wird, scheint keineswegs ausgeschlossen.

Da bei den Versuchen welche hier über diese Frage mitgeteilt werden mit derselben Methode gearbeitet worden ist als bei denjenigen Rotherts, van der Wolks und Guttenbergs ist es erwünscht die Beschwerden welche Wilschke anführt näher zu betrachten. Seine Beschwerde beruht hauptsächlich auf der Empfindlichkeit der Avena Keimlinge für Kontaktreize welche insbesondere von van der Wolk besprochen worden ist. Wilschke hat diese traumatische Erscheinung näher analysiert. Er fand dasz die oberen 4 mM. eines Keimlings gar nicht empfindlich für Kontaktreize waren und dasz bei niedrigeren

---

[1]) Guttenberg, H. von. Ueber akropetale heliotropische Reizleitung. Jahrb. f. Wiss. Bot. Bd. 52. 1913.

Zonen 10 mal kräftig mit einem rauhen Hölzchen gerieben werden muszte um eine Krümmung zu bekommen. Eine Reizleitung hat er nie beobachtet.

Die von Wilschke kritisierte Methode ist das Stellen von Käppchen von Stanniol oder Alumin über die Spitze der Keimlinge. Man könnte aber gerade auf Grund seiner Versuche gegen die Benutzung von Käppchen von 4—5 mM. wie v. Guttenberg sie verwendete gar keine Beschwerden anführen. Noch viel weniger, wenn es nicht ein Druck sondern die Reibung ist welche die traumatische Krümmung verursacht. Bei längeren Käppchen wird es sicher unerläszlich sein grosze Vorsicht anzuwenden. Doch auch hier wird diese Methode, wenn nur mit genügender Vorsicht angewendet, keine unüberwindlichen Schwierigkeiten verursachen. Vorläufig ist sie nicht zu entbehren, da sie es möglich macht mit vielen Pflanzen zu gleicher Zeit zu arbeiten. Wenn man die geringe Laesion durch das vorsichtige Aufsetzen des Käppchens verursacht, vergleicht mit den von Rothert[1]) Fitting[2]) und Jost[3]) bei ihren Versuchen bewirkten Verwundungen, dann scheint es keineswegs so unerlaubt aus den mit der Käppchenmethode bekommenen Beobachtungen Folgerungen zu ziehen. Es hat sich auszerdem noch gezeigt, dasz es mit der Methode Wilschkes nicht möglich ist die Ergebnisse zu bekommen welche hier beobachtet sind, da es gar nicht dasselbe ist ob man nur eine kleine Zone oder einen viel gröszeren Teil beleuchtet.

Die für diese Versuche benutzten Käppchen sind 5 oder 12 mM. lang und von Stanniol verfertigt. Ein Ende ist zugekniffen und für einen guten Lichtabschlusz

---

[1]) Rothert l. c.

[2]) Fitting, H. Jahrb. f. Wiss. Bot. Bd. 44. 1907. Die Leitung tropistischer Reize u. s. w.

[3]) Jost. Zeitschr. f. Bot. Bd. 4. 1912. Studien über Geotropismus.

mit Lacke umgeben. Die dadurch entstehene Verdickung erleichtert das Aufsetzen der Käppchen, so dasz sie fast ohne Reibung um die Spitze gestellt werden können, da sie einen etwas gröszeren Diameter haben als der Keimling; sie ruhen auf der Spitze.

Bei diesen Versuchen musz auszerordentlich viel Sorgfalt auf das Material verwendet werden, denn um zuverlässige Ergebnisse zu bekommen ist es absolut notwendig nur Pflanzen zu benutzen welche vollkommen gerade gewachsen sind. Das verursachte, dasz fast immer 80 bis 90% des gezogenen Materials für untauglich erklärt werden muszte.

§ 21. Positive und negative in der Basis induzierte Krümmungen.

Die gröszte Anzahl der Versuche ist mit Käppchen von 4 und 5 mM. ausgeführt worden. Ueber diese ist hier zuerst zu berichten. Tabelle 14 gibt eine Uebersicht über die Ergebnisse dieser Versuche. Diese Beobachtungen sind schwierig da insbesondere nach kurzdauernden Beleuchtungen nur schwache und undeutliche Krümmungen erscheinen. Dadurch war es nicht möglich darauf zu achten in welchen Zonen die Krümmung sich befindet. Wohl bekommt man den Eindruck, dasz bei schwachen Krümmungen die höheren Zonen einen geringen Anteil an der Krümmung haben. Bei starken Krümmungen sind aber alle beleuchteten Zonen deutlich gekrümmt.

Die Ergebnisse von Tabelle 14 müssen mit denjenigen von § 14 wo die Spitzenbeleuchtungen besprochen worden sind verglichen werden. Es zeigt sich, dasz eine grosze Uebereinstimmung zwischen dem Effekt von Beleuchtungen der Spitze und der Basis besteht. Es ist besonders auffallend dasz im Widerspruch mit den Mitteilungen van der Wolks und Wilschkes die Empfindlichkeit der Basis ziemlich grosz ist. Die

Tabelle 14.

Diese Tabelle gibt eine Übersicht über die Empfindlichkeit der Basis. Bei diesen Versuchen war die Spitze mit einem Käppchen von 5 mM. umgeben. Temp. 25° C.

Intensität	60 Min.	30 Min.	15 Min.	5 Min.	1 Min.	30 Sek.	10 Sek.	4 Sek.
1750 M.K.	erst neg? dann pos.	pos.	gerade?	?	pos. oder gerade	—	gerade.	gerade oder schwach pos.
660 M.K.	pos.	pos.	schwach pos.	?	gerade.	—	—	gerade
330 M.K.	deutl. pos.	pos.	schwach pos.	?	schwach pos. oder neg.	pos.	—	—
200 M.K.	deutl. pos.	deutl. pos.	gerade	?	neg. oder gerade.	—	schwach pos.?	schwach pos.? oder neg.?
100 M.K.	stark pos.	deutl. pos.	schwach pos. oder gerade.	einige pos.	schwach pos.	—	schwach pos.?	schwach pos.
73 M.K.	stark pos.	deutl. pos.	schwach pos.	einige pos.	deutl. pos.	gerade.	schwach pos.?	schwach pos.
32 M.K.	stark pos.	deutl. pos.	schwach pos.	pos.	deutl. pos.	deutl. pos.	deutl. pos.	—
15 M.K.	stark pos.	stark pos.	deutl. pos.	deutl. pos.	deutl. pos.	pos.	pos.	—
7,5 M.K.	stark pos.	stark pos.	stark pos.	deutl. pos.	pos.	pos.	—	—
3 M.K.	deutl. pos.	pos.	pos.	pos.	—	pos?	—	—
1,5 M.K.	pos.	pos.	pos.	—	—	—	—	—
0,5 M.K.	pos.	—	—	—	—	—	—	—

eben sichtbare Krümmung befindet sich nicht bei 20000 M.K.S. sondern bei etwa 100 M.K.S. (vergl. Tafel I Fig. 5.) Damit verschwindet also groszenteils der Unterschied in Empfindlichkeit, welchen frühere Untersucher so stark in den Vordergrund gestellt haben.

Ebenso wie bei Spitzenbeleuchtungen sieht man auch hier bei schwachen Intensitäten bei jeder Reizdauer eine positive Krümmung auftreten. Bei den stärkeren tritt, ähnlich wie das früher ausführlich auseinandergesetzt worden ist bei einer gewissen Reizdauer Abnahme der Stärke der positiven Krümmung auf. Ob auch negative basale Krümmungen auftreten können ist nicht mit Sicherkeit festgestellt worden. Wohl sind dergleichen Krümmungen regelmäszig bei bestimmten Lichtmengen beobachtet worden aber die Möglichkeit besteht dasz hierbei auch Kontaktkrümmungen und Nutationen aufgetreten sind. Nutationen haben diese Untersuchung sehr erschwert; bei der relativ hohen Temperatur waren sie hinderlicher als je. (25 à 26° Cels.) Dennoch schien es erwünscht bei dieser Temperatur die Versuche anzustellen; denn wenn die Krümmungsstärke eine Funktion der Wachstumsgeschwindigkeit ist kann man den besten Erfolg erwarten, wenn die Temperatur so hoch ist, dasz ein schnelleres Wachstum auftritt; so werden die Einzelheiten des Krümmungsprozesses wie vergröszert.

Eine starke Intensität gibt also wie bei den Spitzenkrümmungen bei sehr kurzer Reizdauer eine positive Krümmung, bei etwas längerer kommt unter dem Einflusz der negativen Reaktion eine Abnahme der positiven zustande, sodasz keine (oder negative?) Krümmung auftritt. Bei noch länger fortgesetzten Beleuchtungen wird wieder eine positive Krümmung sichtbar (sogenannte 2. positive Krümmung). Alle Krümmungen welche bei langer Reizdauer erscheinen, sind da bei langer Reizdauer die negative Einflusz geringer ist, viel stärker als diejenigen bei

kürzeren Reizungen auch wenn mit derselben Energiemenge beleuchtet worden ist. Der Unterschied mit der Spitzenreaktion liegt hauptsächlich darin, dasz bei der Basis die sogenannte 1. positive Krümmung so schwach ist. Da es sehr schwierig ist diese erste positive Krümmung zu erzielen (die richtige Energiemenge und gutes Material) ist eine derartige Krümmung photographiert und hier in Tafel I Fig. 5 aufgenommen worden. Bei allen ist die Basis schwach aber deutlich nach links gekrümmt. (bei den am stärksten basal gekrümmten zeigt die Spitze eine schwache entgegengesetzt gerichtete geotropische Aufrichtung.) Bei Beleuchtung während längerer Zeit z. B. einer Stunde ist es möglich bei einer Intensität von 0,5 M.K. noch eine deutliche positive Krümmung zu bekommen.

Mit den in Tabelle 14 gegebenen Werten sind die Ergebnisse van der Wolks und v. Guttenbergs keineswegs im Streit. Van der Wolk sah bei etwa 20000 M.K.S. basale Krümmungen. Aus der hier gegebenen Tabelle folgt dasz er dann länger als 5 Minuten gereizt hat. Wie man auch das Produkt von 20000 M.K.S. bekommt, wenn nur die Reizdauer gröszer ist als 5 Minuten, stets entsteht eine deutliche positive Krümmung. Wird 20000 M.K.S. in weniger als 5 Minuten zugeführt, so resultiert entweder gar keine Krümmung oder eine negative. V. Guttenberg bekam bei 40000 M.K.S. in einer Stunde zugeführt, eine starke positive Reaktion; das stimmt auch genau mit den schon mitgeteilten Werten überein. Ueber die Versuche Wilschkes ist wenig mit Sicherheit zu sagen. Es ist sehr wahrscheinlich, dasz bei Beleuchtung einer so kleinen Zone von 2 mM. die Krümmungen welche doch schon so schwach sind nicht makroskopisch sichtbar werden. Es ist sicher empfehlenswert diese Krümmungen mit Hilfe eines Mikroskopes eventuell auf einem Klinostaten auszuspüren.

Ohne die Ergebnisse, welche Wilschke erreicht hat auch nur im geringsten in Zweifel zu ziehen, musz man doch sagen dasz es vollkomen ungestattet ist mit ihm die Folgerung zu ziehen, dasz alle Zonen dieselbe Empfindlichkeit haben, da 20000 M.K.S. eine Krümmung bei allen verursacht. Dergleichen Folgerungen müssen sich auf eine gedehntere Kenntnis vom Reaktionsvermögen stützen insbesondere bei kurzdauernden Reizungen. Dies geht ganz deutlich aus einigen Versuchen hervor, welche zum Vergleich mit der Methode Wilschkes angestellt worden sind und wobei einer Zone von 2 mM. 20000 M.K.S. in kurzer Zeit zugeführt wurde: die Basis krümmte sich nicht. Man kann also nicht 20000 M.K.S. als Empfindlichkeitsgrenze für die Basis angeben.

Auch für diese basalen Krümmungen gelten die Betrachtungen welche bei Spitzenbeleuchtungen die Unmöglichkeit gezeigt haben den Schwellenwert und die theoretische Reaktionszeit zu bestimmen. Die experimentelle Reaktionszeit ist auch hier von der Stärke der Krümmung abhängig. Bei Durchbeleuchtung mit 15—32 M.K. ist nach 30 Minuten die Krümmung sichtbar.

Eine schwache Krümmung erscheint aber erst nach $1^1/_2$ Stunde. Im Vorbeigehen musz noch darauf hingewiesen werden, dasz die Angabe Wilschkes „*Bemerkenswert ist, dasz die Präsentationszeit, ähnlich wie sie Vouk für den negativen Phototropismus bei Wurzeln fand, fast so lang ist wie die Reaktionszeit, wenn man als Reaktionszeit die Zeit vom Ende der Exposition bis zum Eintritte einer merkbaren Krümmung betrachtet*" durch die hier mitgeteilten Beobachtungen allen Grund verliert.

Die Versuche mit Käppchen von 12 mM. bieten nach dem oben Mitgeteilten wenig Neues. Bei 400 M.K.S. in 4 Sekunden zugeführt tritt eine schwache positive Krümmung auf, bei 1000—2400 M.K.S. (in weniger als 1

Minute) besteht eine Neigung zu negativen Krümmungen aber auch hierauf kann nicht viel Wert gelegt werden, da die negative Krümmungen so schwach bleiben und dadurch die Kontaktkrümmungen nicht ausgeschlossen werden können.

Wenn man die Versuche dieses Abschnittes zusammenfaszt, kann man sagen dasz die Erscheinungen bei Beleuchtung der Spitze und Basis eine sehr grosze Uebereinstimmung zeigen, dasz aber die basalen Krümmungen viel weniger deutlich sind. Der grosze Unterschied den man immer zwischen Spitze und Basis gefunden hat, ist dadurch verursacht worden dasz man die 1. positive Krümmung und das Gebiet der negativen Reaktion nicht bemerkt hat. Man bestimmte also die Schwelle für die zweite positive Krümmung. Es ist unmöglich in Zahlen den Unterschied in Empfindlichkeit zwischen Spitze und Basis auszudrücken, da dann ungleichartige Krümmungen verglichen werden müssen.

Es ist ebenso wenig möglich Schwellenwerte zu vergleichen, da es selbst nicht annähernd festzustellen ist, wieweit die kleinste sichtbare Reaktion von dem Schwellenwert entfernt ist. Die Erscheinungen machen es wahrscheinlich, dasz das Perzeptionsvermögen der Basis nicht so ganz abweichend ist von dem der Spitze. Das wird später noch näher besprochen werden. (§ 46).

§ 22. Ueber den Einflusz von Beleuchtungen von Spitze und Basis auf einander.

Van der Wolk hat den Einflusz untersucht, welchen eine Beleuchtung der Basis auf die Empfindlichkeit der Spitze und eine der Spitze auf diejenige der Basis hat. In beiden Fällen meinte er zeigen zu können, dasz die Empfindlichkeit vergröszert werde. Diese Mitteilung enthält aber keine Data über die Weise, worauf er diese Erscheinung festgestellt hat.

Es ist also in Ermangelung genügender Tatsachen nicht möglich seine Versuche zu wiederholen. v. Guttenberg hat es versucht; er fand aber dasz eine vorhergehende Beleuchtung der Basis die Spitze für eine Beleuchtung der entgegengesetzten Seite nicht empfindlicher macht, sondern genau den umgekehrten Effekt zu Folge hat. Er schlieszt aus seinen Versuchen nicht zu einer verminderter Empfindlichkeit der Spitze, sondern zu einer akropetalen Reizleitung, wobei der von der Basis zur Spitze geleitete Reiz die entgegengesetzt gerichtete Spitzenkrümmung vermindert. Die im vorigen Abschnitte mitgeteilten Versuche über die Empfindlichkeit der Basis haben Veranlassung gegeben diese Experimente noch ein Mal zu wiederholen da es möglich schien eine Erklärung für die von van der Wolk erzielten Ergebnisse zu finden.

Es ist sicher, dasz Van der Wolk mit groszen Energiemengen gereizt hat.

Nun ist es wahrscheinlich gemacht, dasz diese bei kurzer Reizdauer eine negative basale Krümmung verursachen. Es könnte möglich sein, dasz diese negative basale Krümmung sich mit einer Spitzenkrümmung der anderen Seite zu einer stärkeren Krümmung von Spitze und Basis in der Richtung der Spitzenbeleuchtung summieren könnte. Mit dem Zwecke dieses zu untersuchen ist eine Reihe Versuche angestellt worden. Der Erfolg hat aber nicht befriedigt. Eine starke Krümmung resultierte nie. Wohl ist in vielen Fällen eine kleine Vergröszerung der Spitzenkrümmung beobachtet worden, welche auch etwas früher sichtbar wurde, aber so eklatant wie van der Wolk seine Resultate beschreibt war es nicht. Die Weise, worauf van der Wolk die Verstärkung der Krümmung gemessen hat, kann nicht glücklich gewählt genannt werden. Er spricht von einer maximalen Krümmung, welche in einer halben Stunde erreicht wird. Obwohl die Temperatur wobei er experimentiert hat sehr hoch ist (27 a 28° Cels.),

so ist es doch unwahrscheinlich, dasz bei Beobachtung der Krümmungsstärke nach einer halben Stunde ein zuverlässiger Resultat zu erwarten wäre. Eben bei dergleichen kurzen Krümmungszeiten, ist der Unterschied in Krümmungsstärke am geringsten und sind die Beobachtungen der grösten Gefahr ausgesetzt ungenau zu werden.

Auch die Erscheinung, welche von Guttenberg beschrieben hat, dasz die Spitzenkrümmung nach Vor-

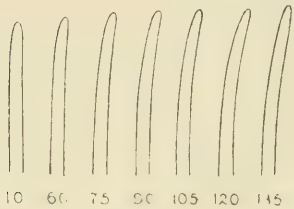


Fig. 11.

Positiv phototropische Krümmung. Reizstärke 7,2 M. K. S. Temp. 25° C.

Die ganze Pflanze ist von rechts beleuchtet. Die Zahlen geben die Anzahl Minuten nach dem Anfang der Beleuchtung. Die Krümmung fand statt auf dem van Harreveldschen Klinostaten.

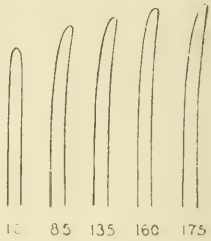


Fig. 12.

Positiv phototropische Krümmung. Reizstärke 7,2 M.K.S. Temp. 25° C.

Nur eine Spitzenzone von 1 mM. beleuchtet.

Die Zahlen geben die Anzahl Minuten nach dem Anfang der Beleuchtung. Die Krümmung fand statt auf dem van Harreveldschen Klinostaten.

beleuchtung der Basis schwächer sei, ist näher geprüft worden. Es hat sich bei der Wiederholung dieser Versuche gezeigt, dasz es sehr schwierig ist Sicherheit zu bekommen ob die Spitzenkrümmung wirklich in der Spitzenzone geringer ist. v. Guttenberg führte der Basis 40000 M.K.S. in einer Stunde zu, und bekam wie schon oben mitgeteilt worden ist in guter Uebereinstimmung mit den Versuchen des vorigen Paragrafen deutliche positive Krümmungen der Basis. Wird nun auch

die Spitze von der entgegengesetzten Seite beleuchtet, so wird man hier eine Gegenwirkung der nach der einen Seite gerichteten Spitzenkrümmung mit der entgegengesetzt gerichteten in der Basis induzierten Krümmung erwarten können. v. Guttenberg meint aber dasz auch Reizleitung von den basalen Zonen nach der Spitze statt finde; also eine akropetale Reizleitung.

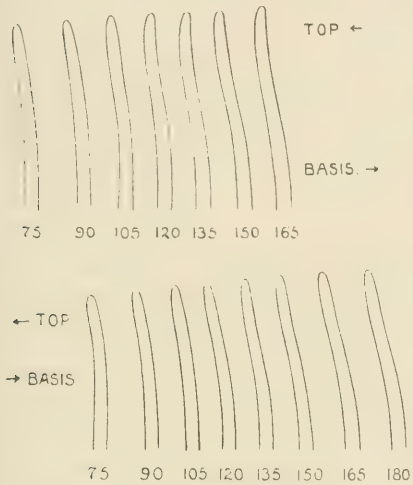


Fig. 13 und 14.

Während die Spitze mit einem Käppchen (5 mM.) verdunkelt ist wird die Basis während einer Stunde mit 11,8 M.K. beleuchtet. Am Ende dieser Beleuchtung wird das Käppchen hinweggenommen und die ganze Pflanze mit 7,2 M.K.S. von der entgegengesetzten Seite gereizt. Temp. 25° C. Die Zahlen geben die Anzahl Minuten nach dem Anfang der ersten Beleuchtung. Nach dem Ende der Beleuchtung kommen die Pflanzen auf dem van Harreveldschen Klinostaten.

Eine Reihe Beobachtungen auf dem Klinostaten van Harreveld s kann die mit der Lösung dieses Problemes verbundenen Schwierigkeiten näher verdeutlichen.

In Fig. 11 und 12 sind Krümmungen von Pflanzen abgebildet worden, welche ganz oder deren oberste Zone von 1 mM. mit 7,2 M.K.S. in 10 Sek. beleuchtet worden ist. (25° Cels.) Fig. 13 und 14 sind Krümmungen von Pflanzen, wobei zuerst die Basis von der einen Seite während einer Stunde mit 11,8 M.K. beleuchtet worden ist (42480 M.K.S.) und danach die ganze Pflanze von der entgegengesetzten Seite mit 7,2 M.K.S. Diese Abbildungen sind alle mit Hilfe des schon besprochenen

Projektionszeichenapparates bei rotem Lichte verfertigt worden indem die Pflanzen sich auf dem intermittierenden Klinostaten befanden.

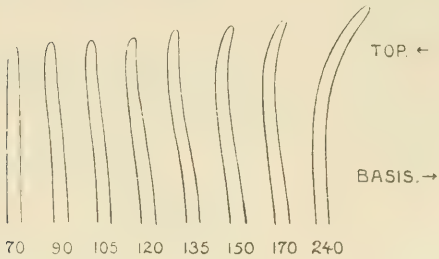


Fig. 15.

Während die Spitze mit einem Käppchen (5 mM.) verdunkelt ist, wird die Basis während einer Stunde mit 34 M.K. beleuchtet.

Am Ende dieser Beleuchtung wird das Käppchen hinweggenommen, und die ganze Pflanze mit 31 M.K.S. (in 15 Sek.) von der entgegengesetzten Seite gereizt. Temp. 25° C.

Die Zahlen geben die Anzahl Minuten nach dem Anfang der ersten Beleuchtung.

Nach dem Ende der Beleuchtung kommen die Pflanzen auf dem van Harreveldschen Klinostaten.

Vergleicht man nun diese Krümmungen, so wird man geneigt sein zu sagen dasz die basal vorbeleuchteten eine schwächere Spitzenkrümmung zeigen. Bei näherer Betrachtung zeigt es sich aber, dasz die stärkere Krümmung der basal Vorbeleuchteten vor allem auf der Krümmung basaler Zonen beruht.

Fig. 15 stellt eine Pflanze vor, wo die Spitzenbeleuchtung so stark ist, dasz sie die entgegengesetzt gerichtete basale Krümmung, welche auch stärker ist als diejenige von Fig. 13 und 14 überwinden kann.

Man kann mit v. Guttenberg darin übereinstimmen, dasz die Empfindlichkeit der Spitze sich durch eine basale Vorbeleuchtung nicht geändert hat. Die Versuche geben aber keine Berechtigung zu einer Reizleitung von Basis nach Spitze zu schlieszen. v. Guttenberg hat als Beweis Zeichnungen reproduziert welche 7 Stunden nach dem Anfange des Versuches verfertigt worden sind. Die hier mitgeteilten Beobachtungen zeigen, dasz schon nach zwei oder drei

Stunden eine dergleiche schwache Spitzenkrümmung in Stärke abgenommen hat.

Van der Wolk hat auch mitgeteilt, dasz durch den Einflusz einer Spitzenbeleuchtung die Basis empfindlicher werde. Abgesehen von der Tatsache dasz nach Rothert Keimlinge ohne Spitze gleich nach der Verletzung unempfindlich für Lichtreizung sind, ist es nicht zu verwundern, dasz die Schwelle für basale Krümmungen unter 20000 M.K.S. gefunden wird. Wie oben gezeigt worden ist, befindet sich diese bei Pfianzen, welche noch eine Spitze besitzen, weit unter 20000 M.K.S. bei ungefähr 100 M,K.S.

ABSCHNITT IV.

§ 23. Parallele unter verschiedenen Winkeln einfallende Strahlen.

Beim Anfang dieser Untersuchungen schien es erwünscht orientiert zu sein über die Wirkung von Lichtstrahlen, welche die Pflanze unter verschiedenen Winkeln treffen. Insbesondere bei längerdauernden Beleuchtungen, wobei während der Krümmung gereizt wird, ist es notwendig zu wissen ob es als eine Quelle von Fehlern betrachtet werden musz, dasz die schräg stehende Spitze unter einem anderen Winkel getroffen wird. Die Versuche welche hierüber angestellt worden sind, werden nicht ausführlich besprochen werden, da sie jetzt nur eine Bestätigung einer vor kurzer Zeit erschienenen Mitteilung Noacks[1]) sind. Seine Resultate weichen in Hinsicht auf die Stärke des Effektes bei kleinen Einfallswinkeln etwas ab, prinzipiell aber sagen sie auch, dasz die Wirkung von Strahlen welche unter verschiedenem Winkel mit dem Vertikal einfallen nicht nach der Sinusregel berechnet werden kann.

Diese Versuche sind mit einem parallelen Lichtbündel angestellt worden welches mittels einer Linse erzielt wurde. Als leuchtender Punkt diente ein durch einen Nernstbrenner beleuchtetes Milchglas, dessen Mitte nur, welche sich im Brennpunkte einer Linse befand, Licht ausstrahlen

[1]) Noack, K. Die Bedeutung der schiefen Lichtrichtung für die Helioperzeption parallelotroper Organe. Zeitschr f. Bot. Bd. 6. 1914

konnte. Der ganze Apparat war mit einem Köcher umgeben um das ungewünschte Licht abzuschlieszen und auf einem drehbaren Brette aufgestellt wodurch er in verschiedene Winkel gestellt werden konnte und zu gleicher Zeit die Richtung in der die Strahlen eine vertikal stehende Pflanze trafen, geändert wurde.

Um die Stärke des Effektes zu bestimmen ist nach der in § 8 angegebenen Weise die Stärke der Krümmung, welche nach anderthalb Stunde erreicht wird, gemessen worden. Die Zahlen von Tabelle 15 sind jede das Mittel von etwa 20 Beobachtungen und geben für die verschiedenen Winkel, welche die Strahlen mit dem Vertikal machen die Krümmungsstärke bei verschiedener Reizdauer an.

Tabelle 15.

Unter verschiedenem Winkel einfallende Strahlen. Die Beleuchtungsstärke ist nicht bestimmt. In der Tabelle ist die Krümmungsstärke nach 1½ Stunde (in mM. horizontale Spitzenabweichung) bei verschiedenem Einfallswinkel aufgenommen worden. Temp. 23° C.

Reizdauer in Sekunden.	Strahlen von oben.					Strahlen von unten.		
	15°	30°	50°	70°	90°	110°	130°	150°
25	0.4	0.3	0.5	0,5	0.3	0.3	0	—
35	0.7	0.7	0.9	0.8	0.6	0.4	0.2	—
45	0.9	0.9	1	1.1	0.8	0.8	0.3	—
55	—	—	1.5	1.6	1	0.9	0.4	—
65	—	—	—	—	1.1	1.1	0.7	—
85	—	—	—	—	—	—	1.1	—
105	—	—	—	—	—	—	1.3	—
200	—	—	—	—	—	—	—	0.5
240	—	—	—	—	—	—	—	0.7
300	—	—	—	—	—	—	—	1.1
400	—	—	—	—	—	—	—	1.3

Durch graphische Interpolation ist aus diesen Data die Zeit berechnet worden, während welcher in jeder Lage beleuchtet werden musz um nach 1½ Stunde eine Krümmung von 0,9 mM. zu bekommen.

15°	30°	50°	70°	90°	110°	130°	150°
45 Sek.	40 Sek.	37 Sek.	37 Sek.	50 Sek.	55 Sek.	75 Sek.	270 Sek.

Aus diesen Zahlen darf man die Folgerung ziehen, dasz es einen groszen Unterschied macht ob die Strahlen von oben oder von unten kommen. Strahlen welche die Pflanze unter kleinem Winkel d. h. von oben treffen, wirken wenigstens ebenso stark wie horizontal einfallende Strahlen, während Strahlen welche unter einem Winkel gröszer als 90° d. h. von unten einfallen eine ansehnlich schwächere Wirkung haben. Noack hat ungefähr denselben Resultat bekommen. Er teilt aber mit dasz bei 9° und 15° eine gröszere Empfindlichkeit bestehe als bei 90° und 45°, während hier bei 50—70° ein Maximum gefunden worden ist.

Merkwürdig ist, dasz Noack[1]) von seinen Versuchen bei 9° mitteilt „die Krümmungen bei diesen Versuchen waren naturgemäsz nicht sehr stark". Er nimmt aber ganz aprioristisch an, dasz bei einem kleinen Winkel die Krümmungen weniger stark sein müssen obwohl doch eine kleine Reizmenge schon die Schwelle erreichen würde. Es zeigt sich dasz Noack nicht immer dieselbe Schwelle bestimmt hat und es möchte sehr gut möglich sein dasz dieses die Ursache seiner abweichenden Resultate ist. Es ist kein Versuch angestellt worden den von Noack erhaltenen Ergebnissen nachzuprüfen. Wenn wirklich wie er es sich denkt ein qualitativer Unterschied besteht in der Wirkung von Lichtstrahlen, welche einen verschiedenen Winkel mit dem Vertikal machen, wird es äuszerst schwierig sein zu entscheiden ob auch die Reaktion quali-

[1]) Noack l. c. p. 25.

tativ [1]) anders verlaufen wird und dadurch zustandebringen, dasz die Krümmung bei kleinen Einfallswinkeln nur eine geringe Stärke erreichen kann. Nach Noack würden seine Versuche beweisen, dasz die Richtung der Lichtstrahlen in der Pflanze Einflusz auf die Perzeption habe.

Eine sehr plausibele Erklärung scheint er aber nicht erwogen zu haben. Es ist bekannt, dasz eine Schwellenkrümmung ganz durch die Spitze des Keimlinges verursacht wird, da diese der empfindlichste Teil der Pflanze ist. Die Erklärung der obengenannten Erscheinungen kann nun in der Form der Spitze gefunden werden. Seine konische Form macht dasz Strahlen, welche die Pflanze unter einem Winkel von 90 treffen wohl die ganze Basis unter einem Winkel von 90° beleuchten aber eben den empfindlichsten Teil der Pflanze unter einem Winkel, welcher gröszer ist als 90°. Die günstigste Lage wird diejenige sein, wobei die Strahlen einen möglichst groszen Teil der Spitze unter einem Winkel von 90° oder fast 90 treffen. Dieses Resultat ist bei 50—70° zu erwarten und wirklich stimmt dieses genau mit den Beobachtungen überein.

Bei dieser Betrachtung ist die Gültigkeit des Sinusgesetzes als selbstredend angenommen worden, da dieses nichts anderes aussagt als dasz die Energiemenge, welche die Pflanze pro Oberflächeneinheit trifft, vom Winkel worunter die Strahlen auf die Pflanze fallen abhängig ist. Das Sinusgesetz hat bei dem Phototropismus keine physiologische Bedeutung. Es ergibt sich logisch aus der Tatsache, dasz die Stärke der Perzeption durch die Ener-

[1]) Die Beleuchtungsumstände sind bei diesen kleinen Winkeln auch in so weit geändert, dasz je nachdem die Strahlen mehr senkrecht von oben kommen ein gröszerer Teil der Spitzenzellen welche an der entgegengesetzten Seite gelegen sind beleuchtet wird.

giemenge bestimmt wird. Mit Noacks Folgerung, dasz Licht welches parallel mit der Längenachse die Pflanze trifft perzipiert wird, stimmt diese Betrachtung überein. Es wird dadurch verursacht, dasz die äuszerste Spitze unter einem Winkel von 90° gereizt wird und die konischen Seitenflächen unter einem kleineren Winkel. Eine Krümmung wird aber nicht entstehen können, da die Beleuchtung an allen Seiten gleich stark ist.

Bei Beleuchtungen von unten (Winkel gröszer als 90°) ist natürlich ein dauernd ungünstigerer Effekt zu erwarten da hier nicht nur die Energiemenge pro Oberflächeneinheit mit dem Sinus des Einfallswinkels abnimmt und durch Reflexion noch Licht verloren geht, sondern auch da die Spitze fast gar nicht mehr getroffen wird.

Es ist sehr bedauernswert, dasz diese einfache Erklärung von Noack nicht untersucht worden ist, da man dann gröszeren Wert auf seine Versuche mit Phycomyces legen könnte, wo man eine Gültigkeit des Sinusgesetzes eher erwarten würde, indem er auch hier Abweichungen gefunden hat. Diese Abweichung ist nur bei einem Winkel von ihm festgestellt worden, bei 150° wo die Empfindlichkeit gröszer sein sollte als bei 90°. Diese einzige Abweichung ist aber nicht mit so groszer Sicherheit festgestellt worden dasz man zu einer Abweichung vom Sinusgesetze schlieszen müszte. Noack teilt mit, dasz er seine Versuche nicht bei konstanter Temperatur angestellt habe; aus der Untersuchung von Fräul. de Vries[1]) ist aber hervorgegangen dasz auch die phototropische Perzeptionsprozesse stark abhängig von der Temperatur sind. Bei Abwechslungen von verschiedenen Graden (19—24°) wie bei den Versuchen von Noack ist es unmöglich genau Schwellenbestimmungen auszuführen. Dabei kommt noch die schon früher besprochene grosze individuelle

[1]) de Vries, M. l. c.

Variabilität bei Phycomyces, welche es fast unmöglich macht sie zu quantitativen Versuchen zu benutzen. Der eine abweichende Wert kann also unter den Umständen, worunter er seine Versuche angestellt hat, nicht die Sicherkeit geben, dasz hier das Sinusgesetz nicht gültig sei. Eine erneute Untersuchung bei konstanter Temperatur wäre sehr erwünscht.

—

TEIL II.

Mehrseitige Beleuchtungen.

§ 24. Einleitung.

In diesem Teile werden Untersuchungen besprochen werden welche sich auf die Einwirkung verschiedener Reize auf einander beziehen. Insbesondere wird hier untersucht werden ob bei Zusammenwirkung mehrerer Reize die resultierende Reaktion zu einer Zusammenwirkung verschieden gerichteter einseitiger Reaktionen zurückgebracht werden kann und in welchem Masze neue Erscheinungen auftreten. Begreiflicherweise können die Resultate dieser Versuche sehr verwickelt sein.

Nicht nur bekommt man eine Vereinigung verschieden gerichteter positiver Reaktionen sondern auch von Kombinationen von positiven mit negativen Reaktionsprozessen. Es ist nicht gelungen so weit in die Analyse der Erscheinungen durchzudringen dasz es möglich geworden ist bestimmte Regeln aufzustellen nach welchen verschieden gerichtete einseitige Reize sich zu einer zusammengestellten Reaktion vereinen. Die hier folgenden Versuche werden denn auch nur mitgeteilt werden, weil sie mit genügender Sicherheit zeigen dasz man diese Erscheinungen auf einer zu verwickelten Weise zu untersuchen gepflegt hat, während es nötig und erwünscht ist dasz eine ganze Reihe einfacher Fragen erst zur Lösung gebracht werden. Erst wenn die Erscheinungen bei zweiseitigen entgegengesetzten Beleuchtungen quantitativ analysiert worden sind wird mit einem Studium der viel verwickelteren Rotationsversuche wie sie von Pringsheim, Clark und mir ausgeführt worden sind angefangen werden können.

ABSCHNITT V.

Zweiseitige Beleuchtungen.

§ 25. Gleichzeitige Beleuchtung von zwei entgegengesetzten Seiten.

Um die Zusammenwirkung verschieden gerichteter Reize zu untersuchen, ist es erwünscht mit der einfachsten Kombination anzufangen. Diese ist die Beleuchtung einer Pflanze von zwei entgegengesetzten Seiten. Das kann zu gleicher Zeit oder nach einander stattfinden. Zuerst wird die gleichzeitige Beleuchtung von zwei entgegengesetzten Seiten untersucht werden. Die Aufstellung für diese Versuche war sehr einfach. Im Dunkelzimmer im Gewächshause waren in einer Entfernung von zwei Meter zwei Metallfadenlampen von 10 Volt aufgestellt worden, welche auf einer Akkumulatorenbatterie bei konstanter Stromstärke brannten. Ihre Lichtstärke war 5 K. Die geringen Dimensionen des Dunkelzimmers machten es unmöglich die Lampen in gröszerer Entfernung von einander zu stellen, wodurch die Genauigkeit der Wahrnehmungen gröszer gewesen wäre; auch war es durch Mangel an Akkumulatoren nicht möglich diese Versuche mit gröszerer Lichtstärke zu wiederholen. Die Versuche haben bei 23° Cels. mit Material welches so viel wie möglich bei konstanter Temperatur gezogen war stattgefunden.

Die Pflanzen wurden in einer langen Reihe zwischen den beiden Lampen aufgestellt. Wird nun z. B. während 30 Sek. mit beiden Lampen zu gleicher Zeit beleuchtet so krümmen sich alle Pflanzen und genau in der Mitte

zwischen den zwei Lichtquellen befindet sich der Punkt, von woher die eine Hälfte nach links, die andere nach rechts gekrümmt ist. Zuerst krümmen sich die Pflanzen, welche sich mehr der Lichtquelle nähern, aber nach etwa zwei Stunden ist keine ungekrümmte Pflanze mehr zu finden. Bei der starken Abnahme der Lichtintensität, welche bei dieser Aufstellung in der Mitte besteht, ist es schwierig zu bestimmen, wie weit eine Pflanze von der Mitte entfernt sein musz um sich zu krümmen. Mit Sicherheit ist konstatiert worden dasz diese Entfernung nicht mehr als 1 cM. beträgt d. h. dasz der Unterschied zwischen 152 und 147 M.K.S. noch zu einer Krümmung führt.

In Tabelle 16 sind die Ergebnisse dieser Versuchsreihe für verschiedene Dauer der gleichzeitigen Beleuchtung zusammengebracht worden, Um die Uebersicht zu erleichtern ist hier nur die Reaktion der einen Hälfte der Pflanzen mitgeteilt worden, welche also von der Mitte bis zu einer der Lichtquellen aufgestellt war. Eine positive Krümmung bedeutet, dasz eine Pflanze sich nach der Lichtquelle der sie sich am nächsten befand, hinkrümmte, eine negative, dasz sie sich von dieser hinwegkrümmte.

In Fig 16 sind die Resultate der Tabelle 16 schematisch abgebildet. Diese Figur hat nur den Zweck die Uebersicht zu erleichtern: Die Linien geben gar keine Idee der wirklichen Stärke der Krümmungen.

Tabelle 16.

Gleichzeitige Beleuchtung zweier entgegengesetzten Seiten.

Die Pflanzen befinden sich zwischen zwei Lichtquellen welche auf einer Entfernung von 2 Meter von einander aufgestellt worden sind, und welche eine Lichtstärke haben von 5 K. Alle Pflanzen kamen nach der Beleuchtung auf den Klinostaten. 23° C.

Dauer der Beleuchtung	positive Krümmung	negative Krümmung fängt an
30 Sek.	von der Mitte	
1 Min.	von der Mitte bis zu 50 cM.	36 cM. ± 2300 M.K.S.
2 Min.	schwach positiv bis zu 50 cM.	50 cM. ± 2400 M.K.S.
3 Min.	schwach positiv bis zu 80 cM.	64 cM. ± 2200 M.K.S.
4 Min.	schwach positiv von 85 cM. bis zu 74 cM. deutlich von 80 cM. von der Lichtquelle 2350 M.K.S.	74 cM. ± 2200 M.K.S.
5 Min.	von 100 bis zu 90 cM. gerade	90 cM. ± 1850 M.K.S.
10 Min.	keine deutliche Krümmungen alle schwach negativ?	
25 Min.	von der Mitte positiv gekrümmt	
60 Min.	von der Mitte positiv gekrümmt	

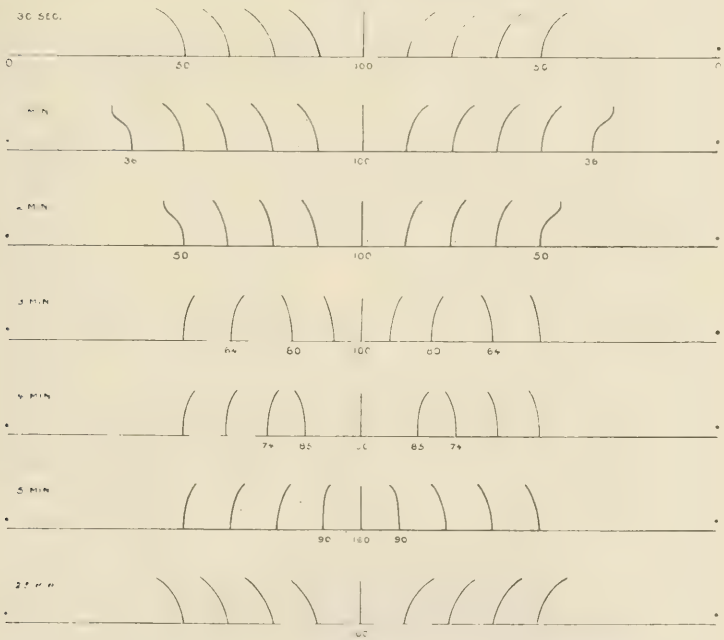


Fig. 16. Schematische Vorstellung der Tabelle 16.

Die Beobachtungen welche in dieser Tabelle aufgenommen worden sind, sind einer selben Versuchsserie entnommen worden. Wenn man eine Vergleichung macht zwischen den Ergebnissen dieser Tabelle und denjenigen der Tabelle 13 (§ 16 p. 87) wo bei einer einseitigen Beleuchtung so viel wie möglich unter denselben Umständen gearbeitet worden ist [1]), dann scheint es erlaubt die Folgerung zu ziehen, dasz eine gleichzeitige zweiseitige Beleuchtung sich wie eine Kombination von zwei entgegengesetzt gerichteten einseitigen Beleuchtungen verhält.

Aehnlich wie bei einseitiger Beleuchtung bei schwachen Energiemengen eine positive, bei stärkeren (etwa 2000 M.K.S.) eine negative Krümmung auftritt, werden auch bei den gleichzeitigen zweiseitigen Beleuchtungen bei stärkeren Lichtmengen negative Krümmungen sichtbar.

Ueberlegt man sich z. B. was man erwarten kann bei einer gleichzeitigen Beleuchtung von zwei entgegengesetzten Seiten von 5 Minuten z. B. in einer Entfernung von 80 cM. von der linken Lichtquelle, so wird die linke Seite des Keimlings mit 2350 M.K.S., die rechte mit 1040 M.K.S. beleuchtet sein. 2350 M.K.S. würden als einseitige Beleuchtung eine starke positive Krümmung veranlassen, welche nach zwei Stunden in eine negative Asymmetrie übergeht; 1040 M.K.S. nur eine positive Krümmung. Als Resultat der kombinierten Krümmung tritt, wie aus der Tabelle 16 hervorgeht, eine deutliche negative Spitzenkrümmung hinsichtlich der linken Lichtquelle auf: d. h. die zwei positiven Krümmungen, welche nach links und rechts gerichtet sind äuszern sich nicht und nur die negative

[1]) Bei den Beobachtungen auf welche sich die Tabellen 4 bis 1 beziehen ist unter ganz anderen Umständen gearbeitet. Die Versuche dieses Abschnittes können nur mit den in § 16 des ersten Teils besprochenen einseitigen Beleuchtungen verglichen werden.

Asymmetrie hinsichlich der linken Lichtquelle wird als negative Spitzenkrümmung sichtbar.

Aus den Versuchen mit einseitigen Beleuchtungen war hervorgegangen, dasz bei einer Beleuchtung von 25 Minuten und länger, nie etwas anderes als positive Krümmungen auftreten könnten (vergl. § 16). Es ist damit in vollkommener Uebereinstimmung, dasz bei einer gleichzeitigen Beleuchtung von zwei entgegengesetzten Seiten von 25 Minuten und länger (v. Tab. 16) nur positive Krümmungen auftreten; d. h. dasz die Pflanzen sich krümmen nach der Lichtquelle welche ihnen am nächsten ist. Auch in dieser Hinsicht schlieszt sich die zweiseitige Beleuchtung der einseitigen an.

Die Schwierigkeiten, welche sich bei der Analyse der Erscheinungen bei zweiseitiger Beleuchtung zeigen, beziehen sich insbesondere auf die Frage wie negative Krümmungen entstehen. Aus den hier in Tabelle 16 gegebenen Werten würde man geneigt sein abzuleiten, dasz die negative Reaktion bei ungefähr derselben Energiemenge (2000—2500 M.K.S.) sichtbar wird als bei einseitiger Beleuchtung (etwa 2000 M.K.S.) Es besteht aber eine Schwierigkeit insoweit es nicht gelungen ist mit Sicherheit festzustellen ob nicht auf andere Weise eine scheinbare negative Krümmung entstehen kann.

In Abschnitt I § 13 ist mitgeteilt worden, dasz bei Reizen welche stärker sind als 300 bis 600 M.K.S. die maximale Krümmung schwächer wird. Die Frage ist nun ob wenn z. B. die linke Seite mit mehr als 600 M.K.S., die rechte Seite mit weniger beleuchtet wird, nicht eine Krümmung in der Richtung der kleinsten Energiemenge resultieren könnte, da die induzierte Krümmung an dieser Seite stärker ist. Bei einigen Versuchen, wobei aber die Vorgeschichte der Pflanzen leider unbekannt war, ist bei dergleichen Mengen eine Anweisung gefunden worden, dasz auf diese Weise eine scheinbar negative Krümmung

entstehen kann. Da es aber bei Versuchen, welche mit diesem Zweck unternommen worden sind nicht gelungen ist diese Erscheinung mit Sicherheit festzustellen musz die Lösung dieses Problemes auf neue Untersuchungen warten. In Hinsicht auf die Erscheinungen, welche in den folgenden Paragrafen besprochen werden müssen, war es erwünscht hier auf diese Möglichkeit hinzuweisen.

Es scheint erlaubt aus den Beobachtungen, welche in diesem Paragrafen mitgesteilt worden sind, die Folgerung zu ziehen, dasz bei einer zweiseitigen gleichzeitigen Beleuchtung das Zustandekommen einer Krümmung nicht durch den Unterschied der Energiemengen und ebenso wenig durch ihr Verhältnis bestimmt wird, da die negativen Krümmungen, welche hier auftreten, dann ganz unerklärbar sein würden. Dasz die zwei Reaktionen vollkommen in derselben Weise stattfinden, wie bei einseitigen Beleuchtungen, ist nicht wahrscheinlich da die Beleuchtungsumstände bei einer gleichzeitigen Reizung anders sein müssen als bei einseitigen Beleuchtungen. In der Hauptsache beruht aber die zweiseitige Beleuchtung auf einer Kombination zweier einseitiger.

§ 26. Zwei Beleuchtungen von entgegengesetzten Seiten nach einander.

Auch diese Versuche sind im Dunkelzimmer des Gewächshauses bei 23° Cels. ausgeführt worden. Die zweiseitige Beleuchtung wurde auf zwei verschiedene Weisen erzielt. Zunächst indem eine Pflanze erst von einer Seite beleuchtet und danach 180° gedreht wurde, so dasz die entgegengesetzte Seite ebenso stark beleuchtet wurde; an zweiter Stelle indem die Pflanzen, welche zwischen zwei Lichtquellen aufgestellt waren hintereinander mit diesen

Lichtquellen gereizt wurden. Bei der ersten Methode (Tab. 17) wurde nur mit 2 bis 3 Pflanzen, welche sich in derselben Entfernung von der Lichtquelle befanden, zu gleicher Zeit gearbeitet, während bei den Versuchen der zweiten Tabelle (Tab. 18) eine Reihe Pflanzen zwischen den Lichtquellen aufgestellt war.

Tabelle 17.

Zwei Beleuchtungen von entgegengesetzten Seiten nach einander.

Intensität der Beleuchtung 5 M.K.

0 bedeutet nicht gekrümmt.

1 bedeutet gekrümmt nach der Lichtquelle der ersten Beleuchtung.

2 bedeutet gekrümmt nach der Lichtquelle der zweiten Beleuchtung.

$\frac{1}{2}$ bedeutet erst gekrümmt nach der Lichtquelle der ersten Beleuchtung und später nach derjenigen der zweiten.

Dauer der ersten Beleuchtung.	Dauer der zweiten Beleuchtung.			
	30 Sek.	60 Sek.	180 Sek.	300 Sek.
30 Sek.	0	2	2	2
60 Sek.	1	0	2	2
180 Sek.	1 2	schwach 1 2	2	2
300 Sek.	1 2	1 2	2	2

In den Tabellen 17 und 18 sind die Resultate zusammengefaszt worden. Bei diesen zwei Tabellen betrug die Beleuchtungsstärke in einer Entfernung von 1 M. von der Lichtquelle 5 M.K. Bei allen Versuchen sind die

Keimlinge sogleich nach der Beleuchtung auf den Klinostaten gestellt worden. Das hatte den Nachteil, dasz es experimentell schwieriger war das Auftreten einer Krümmung im Sinne der ersten Beleuchtung zu beobachten, so dasz es möglich ist dasz an einigen Stellen wo dieses nicht in den Tabellen aufgenommen worden ist doch äuszerst schwache Spitzenkrümmungen im Sinne der ersten Beleuchtung vorhergegangen sind. Wenn aber eine deutliche Krümmung im Sinne der ersten Beleuchtung auftritt, ist das immer in den Tabellen erwähnt worden.

Aus der Tabelle 17 geht hervor, dasz nur wenn die zweite Beleuchtung schwächer ist als die erste, beide Reize in einer Reaktion sich äuszern können. In der Tabelle ist aufgenommen worden, dasz bei einer Beleuchtung von 60 Sekunden von rechts und danach 60 Sekunden von links gar keine Krümmung auftritt: in einigen Fällen ist aber beobachtet worden dasz nach ungefähr $\frac{1}{2}$ Stunde eine schwache Spitzenasymmetrie nach links und eine Stunde später eine nach rechts sichtbar wird, doch in den meisten Fällen sind diese zu schwach um beobachtet zu werden. Das Merkwürdigste in dieser Tabelle ist, dasz eine Beleuchtung von 180 Sekunden von der einen Seite der eine ebenso lange von der entgegengesetzten Seite folgt nur eine Krümmung in der Richtung der zweiten Beleuchtung verursacht. Diese selbe Erscheinung zeigt sich auch bei zwei Beleuchtungen von 300 Sekunden.

Tabelle 18.

Zwei entgegengesetzt gerichtete Beleuchtungen nach einander.

Bei beiden Beleuchtungen ist gleich lang gereizt worden.

Die Beleuchtungsstärke auf 1 Meter Entfernung von den zwei gleich starken Lichtquellen beträgt 5 M.K. Die Entfernungen beziehen sich auf der Lichtquelle der ersten Beleuchtung. Die Entfernung der zwei Lichtquellen betrug 2 Meter. Temp. 23° C.

Alle Pflanzen sind nach der Beleuchtung auf dem Klinostaten um horizontale Achse gedreht worden.

Dauer der Beleuchtung	Entfernung		Krümmung
30 Sek.	nach $\frac{1}{2}$ Stunde	100—50	schwach 1 Beleuchtung
	nach 2 Stunden	150—98	2 Beleuchtung
		85—50	1 Beleuchtung
1 Min.	nach $\frac{1}{2}$ Stunde	100—50	schwach 1 Beleuchtung
	nach 2 Stunden	140—80	2 Beleuchtung
		80—50	1 Beleuchtung
2 Min.	nach $\frac{1}{2}$ Stunde	20—50	sehr schwach 1 Beleuchtung
	nach 2 Stunden	170—148	Spitze schwach 1 Beleuchtung
		148—50	2 Beleuchtung
3 Min.	nach $\frac{1}{2}$ Stunde	85—50	sehr schwach 1 Beleuchtung
	nach 2 Stunden	150—50	2 Beleuchtung
5 Min.	nach 2 Stunden	150—50	stark 2 Beleuchtung
10 Min.	nach 2 Stunden	150—50	stark 2 Beleuchtung

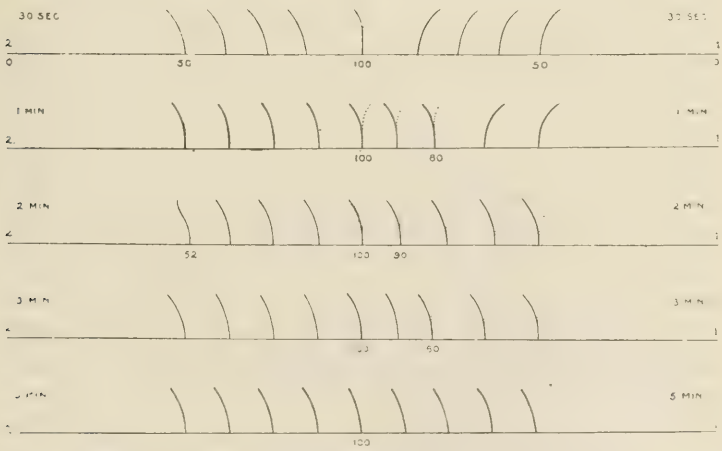


Fig. 17. Schematische Vorstellung der Tabelle 18.

Bei den Versuchen der Tabelle 18 waren von 50 cM. von der linken Lichtquelle bis auf 50 cM. von der rechten, also über eine Strecke von 1 Meter eine Reihe Keimlinge aufgestellt worden. In der Fig. 17 sind die Resultate der Tabelle 18 schematisiert dargestellt worden. Diese Figur hat nur den Zweck die Uebersicht zu erleichtern. Die gezogenen Linien geben gar keine Idee in Bezug auf die wirkliche Stärke der Krümmungen. Die gestrichelten Linien zeigen dasz eine Pflanze sich erst in dieser Richtung krümmte und sich erst später in der durch die vollgezogene Linie angegebenen Richtung krümmte. In dieser schematischen Vorstellung ist angenommen worden dasz die erste Beleuchtung von rechts, die zweite von links stattfindet.

Das Ziel dieser Beobachtungen war zu untersuchen in welchem Masze auch nach vorhergehender Beleuchtung der einen Seite eine negative Krümmung hinsichtlich der zweiten Lichtquelle erscheint. Es ist bei dergleichen zweiseitigen Beleuchtungen selbstverständlich unmöglich, festzustellen ob eine Krümmung in der Richtung der Lichtquelle, womit die zweite Beleuchtung stattfindet, als eine negative hinsichtlich der ersten Beleuchtung betrachtet werden musz oder als eine positive hinsichtlich der zweiten Beleuchtung. Hingegen ist es wohl möglich zu beobachten ob wenn die zweite Beleuchtung mit Lichtmengen stattfindet welche als einseitige Beleuchtung eine positive Krümmung mit nachfolgender negativer Spitzenkrümmung verursachen würden auch noch nach vorhergehender Beleuchtung der anderen Seite diese negative Spitzenkrümmung erscheint. Bei einer Beleuchtung von 2 Minuten von der einen Seite und danach 2 Minuten von der anderen Seite tritt in einer Entfernung von 52 cM. von der Lichtquelle der zweiten Beleuchtung erst eine Krümmung auf, welche nach dieser Lichtquelle gerichtet ist und später eine Spitzenasymmetrie nach der Lichtquelle der ersten. Diese letzte wird hier als negative Krümmung hinsichtlich der zweiten

Beleuchtung betrachtet werden müssen, da bei einer einseitigen Beleuchtung mit dieser Lichtmenge (2500 M.K.S.) gleichfalls zuerst eine positive und später eine negative Krümmung auftritt. Die vorhergehende Beleuchtung von 450 M.K.S. hatte keinen Einflusz auf das Zustandekommen einer negativen Krümmung hinsichtlich der zweiten Beleuchtung. Bei aufeinander folgenden Beleuchtungen von 3 Minuten war es aber nicht möglich negative Krümmungen hinsichtlich der zweiten Beleuchtung zu beobachten. Hier tritt immer nur eine starke Krümmung nach der Lichtquelle der zweiten Beleuchtung auf. Bei zwei aufeinander folgenden Beleuchtungen, welche jede 3 Minuten oder länger dauern zeigen sich also zwei merkwürdige Erscheinungen. Erstens bei Lichtmengen, welche jede für sich eine positive Krümmung geben würden aber über dem Maximum der positiven Reaktion sind, z. B. zwei Beleuchtungen von 900 M.K.S. tritt nur eine Krümmung in der Richtung der zweiten Beleuchtung auf (ungerechnet eine eventuell vorhergehende schwache Spitzenasymmetrie in der Richtung der ersten Beleuchtung.)

Zweitens, wenn die erste Beleuchtung mit einer Energiemenge stattfindet welche eine positive Krümmung geben würde, die zweite aber mit mehr als 2000 M.K.S. wobei also hinsichtlich der Lichtquelle der zweiten Beleuchtung eine positive Krümmung gefolgt von einer negativen Asymmetrie induziert würde, wird nur die Krümmung im Sinne der zweiten Beleuchtung sichtbar. Weder die positive Krümmung im Sinne der ersten Beleuchtung noch die negative hinsichtlich der zweiten zeigen sich.

Es kommt noch hinzu dasz wenn die erste und auch die zweite Beleuchtung stärker sind als 2000 M.K.S. und jede für sich also eine positive Krümmung, der eine negative Spitzenasymmetrie folgt, geben würde doch nur eine Krümmung gerichtet nach der Lichtquelle der zweiten Beleuchtung erscheint.

Tabelle 19.

Aufeinander folgende Beleuchtung von zwei entgegengesetzten Seiten.

Intensität beider Beleuchtungen 16 M.K.

1 bedeutet gekrümmt nach der Lichtquelle der ersten Beleuchtung.

2 bedeutet gekrümmt nach der Lichtquelle der zweiten Beleuchtung.

$\frac{1}{2}$ bedeutet erst gekrümmt nach der Lichtquelle der ersten später nach derjenigen der zweiten.

? bedeutet schwach.

Dauer der ersten Beleuchtung.	Dauer der zweiten Beleuchtung					
	10 Sek.	30 Sek.	60 Sek.	90 Sek.	180 Sek.	600 Sek.
30 Sek.	1	0	2	2	2	2
60 Sek.	1	1	1 2	1? 2	2	2
90 Sek.	1	1	1 2	1? 2	2	2
180 Sek.	1	1? 2	1 2	1 2	1 2	1 2
300 Sek.	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	2 2
600 Sek.	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1? 2

Die Tabelle 19 ist mit der Tabelle 17 zu vergleichen. Auch hier ist die auf einander folgende Beleuchtung erreicht indem die Pflanzen am Ende der ersten Beleuchtung 180° gedreht wurden. Als Lichtquelle ist hier aber eine Nernstlampe benutzt worden, sodasz die Resultate

nicht quantitativ mit den Tabellen 17 und 18 verglichen werden können. Bei diesen Beobachtungen hat man daran zu denken, dasz sie nicht auf dem Klinostaten kontrolliert worden sind. Es liegt aber keine Veranlassung vor an den in der Tabelle angegebenen Krümmungen im Sinne der zweiten Beleuchtung zu zweifeln da die Krümmungen im Sinne der ersten Beleuchtung sehr schwach und diejenigen in der Richtung der zweiten Beleuchtung sehr stark waren und zu früh auftraten um als geotropische Gegenkrümmungen betrachtet werden zu können. Die Ergebnisse dieser Tabelle schlieszen sich ganz denen der Tabellen 17 und 18 an. Nur treten die nach der Lichtquelle der ersten Beleuchtung gerichteten Krümmungen deutlicher auf, wahrscheinlich durch die stärkere Intensität und durch die leichtere Sichtbarkeit einer schwachen Krümmung, wenn die Pflanzen nicht auf dem Klinostaten rotieren.

Aus der Vergleichung dieser Tabelle mit der vorhergehenden geht hervor dasz das geschieden auftreten der zwei induzierten Krümmungsneigungen nicht nur von der Intensität der Beleuchtung sondern auch von der Zeit abhängt, welche zwischen dem Anfange der ersten und dem der zweiten Beleuchtung verläuft. Da diese Beobachtungen nicht auf dem Klinostaten kontrolliert worden sind, kann Tabelle 19 keine Data verschaffen über die Frage ob auch noch negative Krümmungen hinsichtlich der zweiten Beleuchtung sichtbar werden.

Die Erscheinungen, welche bei auf einander folgenden Beleuchtungen auftreten, zeigen sich also ziemlich kompliziert. Um einzelne wichtige Sachen näher zu beleuchten, können hier noch einige Versuche besprochen werden bei welchen zwischen den zwei Reizungen eine gewisse Zeit verläuft, indem der Reiz selber in kurzer Zeit zugeführt worden ist. (Tab. 20).

Führt man 105 M.K.S. d. i. eine Menge welche eine positive Krümmung gibt, einseitig zu und sogleich danach

Tabelle 20.

105 M.K.S. (7 Sek.) sogleich danach die entgegengesetzte Seite 105 M.K.S. (7 Sek.)

		Keine Krümmung
Zeit zwischen den 2 Reizen.	1 Min.	Keine Krümmung
„	2 Min.	erst Spitze 1 dann Spitze 2
„	4 Min.	erst 1 dann schwach 2
„	8 Min.	erst 1 dann stark 2

an der entgegengesetzten Seite dieselbe Menge, dann entsteht keine sichtbare Reaktion. Wie aber aus der Tabelle hervorgeht, werden die Krümmungen geschieden sichtbar, wenn zwei Minuten zwischen dem Zuführen der zwei Reize verlaufen; zunächst eine Krümmung im Sinne der ersten Beleuchtung und später eine im Sinne der zweiten.

Die Erscheinungen bei Gegenwirkung einer groszen Energiemenge welche eine deutliche negative Spitzenkrümmung verursacht und einer schwachen, welche eine positive gibt, gehen noch deutlicher hervor aus einem Versuche wobei 4500 M.K.S. mit 500 M.K.S. kombiniert worden sind. 4500 M.K.S. allein (in 10 Sekunden zugeführt) gibt eine positive Krümmung gefolgt von einer deutlichen negativen Spitzenkrümmung; 500 M.K.S. allein eine starke positive Krümmung. Wird nun erst 500 M.K.S. und 5 Minuten später von der entgegengesetzten Seite 4500 M.K.S. zugeführt, so tritt nur die positive Krümmung von 4500 M.K.S. auf, also eine Krümmung im Sinne der zweiten Beleuchtung. Wird aber erst 4500 M.K.S. und 5 Minuten später 500 M.K.S. zugeführt, so tritt zuerst eine Krümmung im Sinne der ersten Beleuchtung auf und später eine in der Richtung der zweiten.

Von dieser letzten Krümmung ist also nicht festzustellen ob es eine positive durch 500 M.K.S. verursachte Krümmung ist oder eine negative hinsichtlich der 4500 M.K.S. oder ein Zusammenwirken beider.

Die hier mitgeteilten Beobachtungen ermöglichen es

noch nicht diese Erscheinungen ganz befriedigend zu analysieren. Dafür ist eine gröszere Reihe Beobachtungen nötig, wobei es erwünscht wäre dem ganzen Krümmungsverlauf in der in § 4 beschriebenen Weise auf dem intermittierenden Klinostaten zu folgen.

In diesem Augenblicke kann nur festgestellt werden, dasz bei aufeinander folgender Beleuchtung einer Pflanze von zwei entgegengesetzten Seiten die durch die zweite Beleuchtung induzierte positive Krümmung sich stärker äuszern kann als die durch die erste Beleuchtung induzierte positive Krümmung. Eine negative Krümmung hinsichtlich der zweiten Beleuchtung wird aber durch eine vorhergehende Beleuchtung der anderen Seite von gewisser Dauer unterdrückt.

Ueber dergleichen zweiseitige aufeinanderfolgende Beleuchtungen sind auch von Clark Versuche mitgeteilt worden. (l. c. Fig. 7). Seine Ergebnisse sind nicht mit den hier gegebenen im Widerspruch. Nur teilt er nicht das Auftreten von Krümmungen im Sinne der ersten Beleuchtung mit. Es liegt aber keine Veranlassung vor Clark zu folgen, wenn er von einer Tendenz zu negativen Krümmungen spricht. Wie schon viele Male auseinander gesetzt worden ist, ist es unmöglich festzustellen ob eine Krümmung gerichtet nach der Lichtquelle der zweiten Beleuchtung positiv hinsichtlich der zweiten oder negativ hinsichtlich der ersten Reizung ist. Es ist aber wahrscheinlich, dasz in vielen Fällen die Krümmung nach der Lichtquelle der zweiten Beleuchtung nur von der von dieser Seite zugeführten Energiemenge verursacht wird.

§ 27. Gleichzeitige Beleuchtung von zwei entgegengesetzten Seiten, der eine einseitige folgt oder vorhergeht.

Im vorigen Paragraphen sind Beleuchtungen besprochen

worden, welche gleichzeitig oder ganz nach einander stattfanden. Es ist auch möglich, dasz sie nur für einen Teil gleichzeitig stattfinden. Die Fälle welche davon hier besprochen werden müssen sind eine gleichzeitige gleich starke Beleuchtung von zwei entgegengesetzten Seiten, der eine einseitige folgt oder hervorgeht. Die zwei Tabellen, welche diese Beobachtungen enthalten sind mit einander vollkommen zu vergleichen (dieselbe Lichtquelle und Vorgeschichte) wahrscheinlich auch mit den schon besprochenen einseitigen und zweiseitigen Beleuchtungen wobei Glühlampen von 10 Volt als Lichtquelle benutzt worden sind.

In der Mitte zwischen den Lichtquellen in einer Entfernung von 90 cM. von links bis auf 90 cM. von rechts wurde ein Gefäsz von 20 cM. Länge mit Keimlingen aufgestellt. Es wurde also nur die sich in der Mitte des Behälters befindende Pflanze von beiden Seiten ebenso stark beleuchtet. Da aber alle Keimlinge auf dieselbe Weise reagierten kann die Reaktion des sich genau in der Mitte befindenden Keimlings mit Sicherheit festgestellt werden. Alle Pflanzen kamen nach der Beleuchtung auf den Klinostaten.

Die Tabellen 21 und 22 sind so eingerichtet worden dasz man sie leicht mit einander vergleichen kann. Die sehr auffallenden Unterschiede müssen dadurch verursacht werden, dasz bei der Tabelle 21 die einseitige Beleuchtung am Ende, bei Tabelle 22 vor dem Anfange der zweiseitigen Beleuchtung stattfand; d. h. bei der Tabelle 21 fangen die zwei Beleuchtungen gleichzeitig an, bei der Tabelle 22 ist eine der Seiten, welche gleichzeitig nachbeleuchtet werden schon einseitig vorbeleuchtet worden. Dieser Unterschied äuszert sich insbesondere darin, dasz in der Tabelle 22 eine Tendenz besteht dasz die Krümmungen gesondert auftreten, wobei die zuerst induzierte Krümmung auch zuerst sichtbar wird und nach einiger Zeit in eine entgegengesetzt gerichtete Krümmung übergeht.

Tabelle 21.
Eine zweiseitige Beleuchtung der eine einseitige folgt,

Bei der zweiseitigen Beleuchtung ist ein Gefäsz mit Keimlingen zwischen den gleich starken Lichtquellen (5 H.K.) aufgestellt. In der Mitte beträgt die Beleuchtungsstärke 5 M.K.

k = gekrümmt nach der Lichtquelle womit nicht nachbeleuchtet wird (kurzdauernde Beleuchtung).

l = gekrümmt nach der Lichtquelle womit auch nachbeleuchtet wird (langdauernde Beleuchtung).

$\frac{l}{\mathbf{k}}$ = erst gekrümmt nach der Lichtquelle der langdauernden später nach derjenigen der kurzdauernden Beleuchtung.

Dauer der zweiseitigen Bel.	Einseitige Nachbeleuchtung.				
	30 Sek.	1 Min.	2 Min.	4 Min.	8 Min.
10 Sek.	deutl. *l*	deutl. *l*	deutl. *l*	deutl. *l*	*l* mit Spitze **k**
30 Sek.	deutl. *l*	deutl. *l*	deutl. *l*	deutl. *l*	*l* mit Spitze **k**
1 Min.	schwach *l*	*l*	deutl. *l*	deutl. *l* mit Spitze **k**	*l* mit Spitze **k**
2 Min.	schwach *l* / schwach **k**?	Basis schwach *l* mit Spitze **k**	Basis *l* mit Spitze **k**	Basis *l* mit Spitze schwach **k**	Basis *l* mit Spitze schwach **k**
3 Min.	schwach *l* / schwach **k**	*l* / schwach **k**	*l*	*l* / Spitze gerade	*l* / Spitze gerade
5 Min.	*l* / **k**?	Basis *l* / Spitze **k**?	Basis *l* / Spitze gerade	stark l	stark *l*

Tabelle 22.

Eine zweiseitige Beleuchtung der eine einseitige vorhergeht.

Bei der zweiseitigen Beleuchtung ist ein Gefäsz mit Keimlingen zwischen den gleich starken Lichtquellen (5 H.K.) aufgestellt. In der Mitte beträgt die Beleuchtungsstärke 5 M.K.

k = gekrümmt nach der Lichtquelle womit nicht vorbeleuchtet wird (kurzdauernde Beleuchtung).

l = gekrümmt nach der Lichtquelle womit erst vorbeleuchtet wird (langdauernde Beleuchtung).

l/**k** = erst gekrümmt nach der Lichtquelle der langdauernden, später nach derjenigen der kurzdauernden Beleuchtung.

Dauer der zweiseitigen Bel.	Einseitige Vorbeleuchtung.				
	30 Sek.	1 Min.	2 Min.	4 Min.	8 Min.
10 Sek.	*l*	*l*	*l*	*l*	*l* / Spitze **k**
30 Sek.	*l*	*l*	*l* / Spitze **k**	*l* / Spitze **k**	*l* / **k**
1 Min.	*l*	*l* / Spitze **k**	schwach *l* / Spitze **k**	*l* / Spitze **k**	*l* / **k**
2 Min.	*l* / **k**?	schwach *l* / Spitze **k**	schwach *l* / Spitze **k**	*l* / stark **k**	*l* / stark **k**
3 Min.	*l* / **k**	gerade / Spitze **k**	schwach *l* / **k**	*l* / stark **k**	*l* / stark **k**
5 Min.	*l*? / Spitze **k**	gerade / Spitze **k**	schwach *l* / **k**	*l* / stark **k**	*l* / stark **k**

Bei einer einseitigen Vorbeleuchtung von 60 Sekunden tritt immer erst eine Krümmung im Sinne der längerdauerden Beleuchtung auf und später eine im Sinne der kürzerdauernden schwächeren, welche auch später angefangen hat. Bei allen längeren einseitigen Vorbeleuchtungen der Tabelle 22 tritt immer die Krümmung im Sinne der kürzerdauernden Beleuchtungen auf. Dieser Unterschied zwischen den Tabellen 21 und 22 ist sehr gut zu verstehen, wenn man sich die Data, welche in den vorhergehenden Paragraphen erhalten sind, erinnert. Wie bei einer aufeinanderfolgenden Beleuchtung von zwei entgegengesetzten Seiten die zweite Beleuchtung sich immer äuszert, auch wenn sie schwächer ist als die erste, so auch hier; aber auch darin besteht die Uebereinstimmung dasz es bezüglich dieser Krümmung im Sinne der kürzerdauernden Beleuchtung ganz unmöglich ist festzustellen ob sie vielleicht für einen Teil auf einer negativen Krümmung hinsichtlich per längerdauernden Beleuchtung beruht.

Er ist schwieriger einige in der Tabelle 21 gefundene Werte verständlich zu machen. Auch hier treten Krümmungen im Sinne der kürzerdauernden Beleuchtung auf, fast immer sind es äuszerst schwache Spitzenasymmetrieen. Es ist hier nicht möglich zu bestimmen ob diese Krümmungen als positive durch die kürzerdauernde Beleuchtung oder als negative durch die längerdauernde verursacht werden. Gegen diese letzte Möglichkeit spricht das Auftreten dieser Krümmungen bei relativ kleinen Energiemengen der längerdauernden Beleuchtung, kleiner als 2000 M.K.S. welche als einseitiger Reiz nie zu einer negativen Krümmung führen könnten.

Wenn man sieht dasz sowohl in der Tabelle 21 als in der Tabelle 22 bei einer zweiseitigen Beleuchtung, welche zwei Minuten dauert, Krümmungen im Sinne der kürzerdauernden Beleuchtung auftreten dann möchte man erwarten

dasz auch bei einer zweiseitigen gleichzeitigen Beleuchtung bei Beleuchtung der entgegengesetzten Seiten mit diesen selben Energiemengen eine Spitzenkrümmung im Sinne der schwächeren Beleuchtung auftreten würde. Schon in § 25 ist diese Möglichkeit besprochen worden und mitgeteilt dasz das Vorkommen dieser Krümmungen auf Grund der bisher bekommenen Data nicht verneint und nicht bestätigt werden kann. Wenn sie wirklich vorkommen, wenn es also möglich ist durch Zusammenwirkung einer Lichtmenge welche eine Krümmung gibt welche über die gröszte maximale Krümmungsstärke hin ist und einer welche maximal oder fast maximal ist, eine Krümmung nach der schwächsten Beleuchtung zu bekommen dann würden sich diese Erscheinungen über zweiseitige Beleuchtung auf befriedigende Weise erklären lassen. Man wird aber ausführlichere Untersuchungen abwarten müssen um diese Probleme zu einer Lösung zu bringen. Es musz hier noch eine Erscheinung besprochen werden. In der Tabelle 21 kommen bei einer Dauer der gleichzeitigen Beleuchtung von 3 und 5 Minuten und bei einer einseitigen Nachbeleuchtung von 2, 4 und 8 Minuten keine negative Krümmungen hinsichtlich der längerdauernden Beleuchtung vor. Auch für diese Erscheinung ist eine Parallele bei den auf einander folgenden Beleuchtungen von zwei entgegengesetzten Seiten zu finden. Hier kommt eine negative Krümmung hinsichtlich der zweiten Beleuchtung nach einer vorhergehenden Beleuchtung von 3 Minuten und länger der entgegengesetzten Seite nicht mehr vor. Es ist sehr wahrscheinlich, dasz obwohl die zwei Beleuchtungen in der Tabelle 21 teils ineinander fallen, dennoch das nicht mehr Auftreten einer negativen Krümmung hinsichtlich der längerdauernden Beleuchtung auf derselben Ursache beruht, wie wenn die Beleuchtungen ganz nach einander stattfinden.

In diesem Augenblicke ist es natürlich noch nicht mög-

lich mit den wenigen erhaltenen Data diese Prozesse ganz zu analysieren. Es ist aber sehr wahrscheinlich, wie oben zu zeigen versucht worden ist, dasz all diese Kombinationen zweiseitiger Beleuchtungen als Zusammenwirkung zweier einseitiger betrachtet werden müssen.

ABSCHNITT VI.

Allseitige Beleuchtungen.

§ 28. Einleitung.

Ehe zur Beschreibung der Versuche und zu der Betrachtung der erhaltenen Resultate übergegangen werden kann musz hier erst umschrieben werden was man unter einer allseitigen Beleuchtung zu verstehen hat. Obwohl dieser Ausdruck nicht ganz deutlich und auch nicht ganz genau ist so wird er doch da er bei diesen Versuchen immer für dieselbe Beleuchtungsweise benutzt worden ist, keine Veranlassung zu Miszverständnissen geben können. Unter allseitiger Beleuchtung hat man nicht eine gleichzeitige Beleuchtung aller Seiten einer Pflanze zu verstehen sondern eine aufeinanderfolgende Beleuchtung indem sie um ihre eigene Achse vor einer feststehenden Lichtquelle gedreht wird. Es ist also nicht was Pfeffer unter einer diffusen Beleuchtung versteht, sondern genau derselbe Begriff womit auch Pringsheim und Clark gearbeite haben. Versuche mit gleichzeitiger Beleuchtung aller Seiten, sind nicht ausgeführt worden.[1]) Ebensowenig sind die Pflanzen je von oben beleuchtet worden.

[1]) Es hat sich gezeigt, dasz ein prinzipieller Unterschied zwischen einer diffusen und einer allseitiger aufeinanderfolgender Beleuchtung nicht besteht.

§ 29. Methode.

Alle Versuche haben stattgefunden im Dunkelzimmer des Gewächshauses bei 23° Cels., indem als Lichtquelle eine Nernstprojektionslampe benutzt worden ist. Die allseitige Beleuchtung wurde durch einen speziell dazu gebauten Apparat hergestellt. Es ist eine Art Multiklinostat, wobei ein durch ein Gewicht getriebenes Uhrwerk eine Hauptachse drehen läszt. Ebenso wie beim bekannten Pfefferschen Klinostaten wird die Bewegung durch einen Flügel reguliert. Die Bewegung der Hauptachse wird auf 20 vertikal gestellte Nebenachsen übergebracht. Auf jeder dieser Nebenachsen befindet sich ein Tischchen, worauf ein Topf mit einer Pflanze gestellt werden kann. Alle Keimlinge drehen also mit derselben Geschwindigkeit. Durch Aenderung des Flügelregulators und der Grösze des Gewichtes ist die Umdrehungszeit zwischen 4 Sekunden und 4 Minuten zu variieren. Die Tischchen, worauf sich die Töpfe befinden, sind so gestellt worden, dasz bei einer Entfernung des Apparates von der Lichtquelle von 1 Meter, die Pflanzen, welche in den hinteren Reihen stehen, keinen Schatten von den vorderen bekommen können. Die Pflanzen werden immer genau eine ganze Anzahl Drehungen beleuchtet. Dieses ist durch eine an der Hauptachse sich befindende elektrische Kontaktvorrichtung erreicht. Wenn diese einen Strom schlieszt und dadurch ein Zeichen gegeben wird, wird mit der Beleuchtung angefangen oder dieselbe beendet. Bei einer Versuchsreihe wurde durch den Strom in dem Augenblicke, da dieser durch die Kontaktvorrichtung geschlossen wurde, automatisch der Lichtverschlusz geöffnet oder geschlossen. Es ist übrigens durch das Einschieben eines Sperrkegels möglich gemacht, dasz der Apparat in dem Augenblicke hält, worauf das Zeichen gegeben wird, dasz die 0 Lage erreicht ist. Auf diese Weise ist zu Stande gebracht, dasz wenn nach einer

Rotation die Beleuchtung einseitig fortgesetzt wird, alle Pflanzen von einer bestimmten Seite, senkrecht auf der Nutationsebene, beleuchtet werden. Die Drehung ist physiologisch und physisch kontrolliert worden; auch unter den günstigsten Umständen war sie nicht ganz regelmäszig; die Ungenauigkeiten waren aber zu klein um bei den längstdauernden Beleuchtungen womit hier experimentiert wurde zu Krümmungen zu führen. Da der Apparat nicht sogleich mit der ganzen Geschwindigkeit drehte, wurde mit der Beleuchtung erst angefangen, wenn eine konstante Geschwindigkeit erhalten war. In jedem der 20 Töpfe befand sich genau in der Mitte ein Keimling. Es ist also bei dieser Experimentierweise eine grosze Kultur nötig, nicht so sehr weil auf diese Weise so viel Keimlinge benutzt werden, als weil eine sehr grosze Anzahl von Töpfen bearbeitet werden musz (etwa 200 pro Tag) um immer einen Vorrat benutzbares Material zu haben. Die Methode, mittels welcher der Einflusz einer allseitigen Vorbeleuchtung untersucht worden ist, stimmt prinzipiell ganz mit derjenigen Pringsheims überein, welcher auch Clark gefolgt ist. Die hier benutzte Methode weicht aber in einigen Punkten von derjenigen Pringsheims ab. Pringsheim und Clark pflanzten viele Keimlinge in einen Topf. Das hat die Beschwerde, dasz die Pflanzen nicht mehr um ihre eigene Achse drehen, wodurch sie sich nicht immer in derselben Entfernung von der Lichtquelle befinden und ungleichmäszig beleuchtet werden. Sie müssen auch notwendig in einanders Schatten kommen. Bei dem hier benutzten Multiklinostaten wo jeder Keimling um seine eigene Achse dreht ist diesen Fehlern vorgebeugt worden. Pringsheim klagt über die schlechten Resultate bei seinen Versuchen (l. c. 2 Mitt. p. 438). „*Eine andere gröszere Schwierigkeit lag darin, dasz das Material das bisher so schön übereinstimmende Werte gegeben hatte sich bei diesen neuen Versuchen*

als auszerordentlich launisch erwies, so dasz auch unter Zuhilfenahme mehrerer Einzelbestimmungen keine ganz befriedigende Uebereinstimmung erhalten werden konnte."

Clark erwähnt diese Beschwerden nicht. Wichtiger ist der Unterschied in der Weise, worauf bei ihnen und bei diesen Versuchen einseitig nachbeleuchtet worden ist. Sie haben stets nachbeleuchtet mit derselben Intensität womit auch die Vorbeleuchtung stattfand. Pringsheim zweifelte ob die von ihm benutzte Methode wohl die richtige sei. *„Vielleicht wäre es doch besser gewesen die Präsentationszeiten bei einer höheren Lichtintensität zu messen als sie der Vorbeleuchtung diente."*

Bei den Versuchen, welche in diesem Abschnitte betrachtet werden, hat die Nachbeleuchtung in möglichst kurzer Zeit stattgefunden.

Das hat sich als ein Vorteil erwiesen.

1⁰. da es nur auf diese Weise möglich ist die Nachbeleuchtung immer auf dieselbe Weise zuzuführen; dadurch ist erreicht, dasz die Resultate der verschiedenen Intensitäten womit vorbeleuchtet wurde bei einer gleichförmigen Nachbeleuchtung verglichen werden.

2⁰. da es sich gezeigt hat, dasz der Zustand, welcher am Ende der Vorbeleuchtung besteht, sich sehr schnell ändert, so dasz es einen Unterschied machen musz ob die Nachbeleuchtung mit einer selben Energiemenge in kurzer oder in langer Zeit stattfindet.

3⁰. da eine Anpassung an eine bestimmte Intensität nicht besteht, weshalb es keinen Zweck hat die Vorbeleuchtung und die Nachbeleuchtung mit derselben Intensität geschehen zu lassen.

4⁰. da wenn mit sehr schwacher Intensität vorbeleuchtet wird es bei der einseitigen Nachbeleuchtung mit derselben Intensität unmöglich sein würde negative Krümmungen zu bekommen, indem gerade das Studieren der negativen Erscheinungen das Wichtigste ist.

Es ist möglich gemacht worden die einseitige Beleuchtung auch mit anderen Intensitäten als womit die allseitige Vorbeleuchtung stattfand gleich nach dem Ende der Rotation anfangen zu lassen. Das ist in der einfachsten Weise erreicht durch Benutzung von Milch- und Mattglasscheiben welche vor dem Lichtverschlusse befestigt werden konnten. Die Verwechslung dieser Scheiben kostete nicht mehr Zeit als 5 Sekunden.

Im Anfange haben bei jedem Versuche immer Kontrollbeobachtungen stattgefunden, indem einige wenige Pflanzen vor der einseitigen Nachbeleuchtung weggenommen und in das Dunkel gestellt wurden. Als es sich aber gezeigt hatte, dasz jede Sekunde welche zwischen Vor- und Nachbeleuchtung gespart werden konnte eine gröszere Genauigkeit der Resultate möglich machte, sind diese Kontrollversuche unterblieben. Im allgemeinen waren die Resultate sehr regelmäszig d.h. alle Pflanzen eines Versuches reagierten auf dieselbe Weise, so dasz das Unterlassen dieser Kontrollversuche nicht schwer zu wiegen hat. In einigen Fällen, welche später noch zu erwähnen sind, war die Reaktion nicht bei allen Pflanzen dieselbe; einige reagierten positiv, andere negativ oder gar nicht. Diese Beobachtungen sind mit einen ? versehen. Durch Vergleichung mit den Resultaten bei zweiseitigen Beleuchtungen ist Veranlassung da, zu denken dasz in diesen Fällen nicht eine unregelmäszige Drehung des Klinostaten die Ursache dieser Erscheinung ist, sondern die speziellen Umstände der Beleuchtung. Bei den Versuchen, wobei die Stärke der Reaktion gemessen wurde, (Tabelle 28 und 32) ist dem Einflusse der Temperatur besondere Sorge gewidmet. Indem der ganze Apparat in einem groszen Heukasten eingeschlossen wurde war es möglich die Temperatur während des Versuches auf 0,1° C. konstant zu halten. Bei dieser Serie waren die Pflanzen im Dunkelzimmer bei konstanter Temperatur gezogen worden und eine Stunde

vor der Beleuchtung in den Apparat gebracht bei derselben noch genauer regulierten Temperatur. Bei den anderen Versuchen betrugen die Temperaturwechslungen nicht mehr als 1° Cels.

§ 30. Eine allseitige Beleuchtung, der eine einseitige folgt.

Ueber den Einflusz einer allseitigen Beleuchtung sind viele Versuche angestellt worden, wovon hier nur zwei Serien mitgeteilt werden. Die eine gibt eine qualitative Uebersicht, wie unter dem Einflusse einer allseitigen Vorbeleuchtung das Reaktionsvermögen auf eine einseitige Nachbeleuchtung sowohl für die positive als für die negative Reaktion geändert wird. Die zweite Serie gibt mit gröszerer Genauigkeit, wie das Reaktionsvermögen für die positive Krümmung durch Vorbeleuchtung geringer wird.

Diesen Versuchen mit allseitiger Vorbeleuchtung ist sehr viel Zeit und Mühe gespendet worden. Es hat sich aber gezeigt, dasz das Problem, welches durch diese Versuche zu lösen war, ein Scheinproblem ist, dasz es jedenfalls eine viel zu komplizierte und unnötig schwierige Experimentierweise notwendig machte. Es ist eine weit verbreitete Idee, dasz die Planzen unter dem Einflusse des Lichtes eine Aenderung ihrer Empfindlichkeit erleiden würden. Dieses würde sich in einer Abnahme des Reaktions vermögens vorbeleuchteter Pflanzen äuszern. Das schwächere Reaktionsvermögen wurde einer geänderten Stimmung der Pflanze zugeschrieben. Wie sich aber aus der Besprechung der erhaltenen Resultate und der Vergleichung mit den im vorigen Abschnitte studierten zweiseitigen Beleuchtungen ergeben wird, macht es keinen prinzipiellen Unterschied ob eine Pflanze allseitig oder zweiseitig vorbeleuchtet worden ist. Eine zweiseitige Beleuchtung kann

aber viel genauer untersucht werden, da hier die Lichtmengen, welche den beiden Seiten zugeführt worden sind, vollkommen bekannt sind und da mit viel gröszerer Sicherheit untersucht werden kann, ob bei Kombination dieser zwei einseitigen Beleuchtungen neue Erscheinungen auftreten und ob wirklich Veranlassung da ist von einer Lichtstimmung der Pflanzen zu reden. Nur bei genügender Kenntnis von der Weise wie entgegengesetzt gerichtete Reize zusammenwirken, würde die Analyse der viel verwickelteren Prozesse, welche in diesem Abschnitte besprochen werden, zu Ende geführt werden können. Jetzt ist es nur möglich darauf hinzuweisen, dasz dieselben Prinzipien, welche der Kombination einseitiger Beleuchtungen zu zweiseitigen zu Grunde liegen, bei den allseitigen Beleuchtungen zurückgefunden werden können.

Als Intensitäten für die allseitigen Vorbeleuchtungen sind aus experimentellen Gründen gewählt worden 5,5 M.K., 12,1 M.K., 25 M.K., 100 M.K. und 450 M.K. Die Nachbeleuchtung hat stattgefunden mit 9 verschiedenen zwischen 22 M.K.S. und 27000 M.K.S. wechselnden Energiemengen. Da diese Energiemengen bei allen Tabellen auf dieselbe Weise erhalten sind, ist es gestattet die Resultate dieser Tabellen mit einander zu vergleichen. In der Tabelle 23 ist der Resultat der Energiemengen, womit die einseitige Beleuchtung immer stattgefunden hat, aufgenommen. Von 22 M.K.S. bis 1000 M.K.S. tritt eine starke positive Krümmung auf, bei 4500 M.K.S. eine positive Krümmung, welche in eine negative übergeht, und bei 13500 M.K.S. und 27000 M.K.S. eine deutliche negative Spitzenkrümmung. Bei den Tabellen 24 bis 27 musz daran gedacht werden, dasz die Beobachtungen nicht alle auf dem Klinostaten kontrolliert worden sind. Es ist also nicht ausgeschlossen, dasz dort wo zunächst eine deutliche positive Krümmung beobachtet worden ist und später eine entgegengesetzt gerichtete, diese negative

teilweise auf der Gegenwirkung der Schwerkraft beruhen kann. Diese Beobachtungen sind später nicht auf dem Klinostaten wiederholt worden, da auf Grund der Versuchsprotokolle (Zeit worauf die negative Reaktion sichtbar wird und Stärke der vorhergehenden Krümmung) die Möglichkeit als ausgeschlossen betrachtet werden musz, dasz es nur geotropische Gegenkrümmungen gewesen sein sollten. Einige wichtige Punkte, wie die negativen Krümmungen in der Tabelle 25 bei 3 Minuten Vorbeleuchtung und in der Tabelle 26 bei 100 Sekunden sind wohl auf dem Klinostaten kontrolliert worden.

Zeichenerklärung.

+ alle Pflanzen deutlich positiv gekrümmt.
++ alle Pflanzen stark positiv gekrümmt.
0 alle Pflanzen nicht gekrümmt.
— alle Pflanzen deutlich negativ gekrümmt.
+? wenige Pflanzen schwach positiv gekrümmt.
—? wenige Pflanzen schwach negativ gekrümmt.

Zwei Zeichen untereinander bedeutet dasz die Reaktion nach einer Stunde mit dem ersten nach 2 Stunden mit dem zweiten Zeichen übereinstimmt.

Tabelle 23.

Nicht vorbeleuchtet

	Energie der einseitigen Nachbeleuchtung in M.K.S.								
Nicht vorbeleuchtet.	22	44	60	120	500	1000	4500	13.500	27.000
	+	++	++	++	++	++	±	—	—

Tabelle 24.
Intensität der allseitigen Vorbeleuchtung 5.5 M.K.

Dauer der allseitigen Vorbeleuchtung.	Energie der einseitigen Nachbeleuchtung in M.K.S.								
	4 × 5.5	8 × 5.5	5 × 12	10 × 12	5 × 100	10 × 100	10 × 450	30 × 450	60 × 450
	22	44	60	120	500	1000	4500	13.500	27.000
10 Sek.	+	++	++	++	++	++	±	—	—
100 Sek.		0	+?	+	++	++	±	—	—
3 Min.			+?	+	++	++	±	—	—
5 Min.		0	0	+	++	++	+	—?	—?
20 Min.				+	++	++	+	+ 0	+? 0
1 Stunde			0	+	++	++	++	+	0

Tabelle 25.
Intensität der allseitigen Vorbeleuchtung 5,5 M.K.

Dauer der allseitigen Vorbeleuchtung.	Energie der einseitigen Nachbeleuchtung in M.K.S.								
	22	44	60	120	500	1000	4500	13.500	27.000
10 Sek.	+	+	++	++	++	++	±	±?	—
36 Sek.	0	+?	+	+	++	++	—	±?	—
100 Sek.	0	0	0	+?	++	++	±?	—	—
3 Min.			0	?	?	±	±?	—?	—?
5 Min.			0	0	0	+	+ —?	±?	—?
20 Min.				0	+	++	++	++	++
1 Stunde				+?	++	++	++	++	++

Tabelle 26.

Intensität der allseitigen Vorbeleuchtung 25 M.K.

Dauer der allseitigen Vorbeleuchtung.	Energie der einseitigen Nachbeleuchtung in M.K.S.								
	22	44	60	120	500	1000	4500	13.500	27.000
10 Sek.	0	+?		+	+	+	±	—	—
36 Sek.				0	+?	+?	—	—	—
100 Sek.				0	?	?	—?	—?	—
3 Min.				0	0	0	—?	—	—
5 Min.					0	0	+?	+	—
20 Min.					+	++	++	++	++
1 Stunde				0	+	++	++	++	++

Tabelle 27.

Intensität der allseitigen Vorbeleuchtung 100 M.K.

Dauer der allseitigen Vorbeleuchtung.	Energie der einseitigen Nachbeleuchtung in M.K.S.								
	22	44	60	120	500	1000	4500	13.500	27.000
10 Sek.	0	0	0	+?	+	+	—	—	—
36 Sek.			0	0	0	0	—	—	—
100 Sek.			0	0	0	0	—?	—?	—?
5 Min.				0	0	0	0	+?	++
20 Min.						0	+	+	++
1 Stunde						+	++	++	++

Es ist insbesondere die Betrachtung der Tabelle 24 wo die Intensität der allseitigen Vorbeleuchtung am schwächsten ist, dasz man sich am leichtesten über dem Einflusse einer allseitigen Vorbeleuchtung orientieren kann. Wenn man die sechs ersten vertikalen Kolumnen dieser Tabelle betrachtet, wobei die Stärke der einseitigen Nachbeleuchtung von 22 zu 1000 M.K.S beträgt, dann sieht man, dasz nach einer Vorbeleuchtung von 100 Sekunden schon mit 60 M.K.S. nachbeleuchtet werden musz um eine Krümmung zu bekommen indem nach 10 Sekunden Vorbeleuchtung noch 22 M.K.S. genügten. Bei noch längerdauernden Vorbeleuchtungen braucht nicht viel mehr Energie zugeführt zu werden. Auch nach Rotation während einer Stunde bei einer Intensität von 5,5 M.K. gibt 120 M.K.S. eine deutliche positive Krümmung. Wenn man nun auch bei den Tabellen 25 und 26 die 6 ersten vertikalen Kolumnen betrachtet, dann zeigt es sich, dasz auch hier eine selbe Erscheinung auftritt. Es wird hier immer schwieriger eine positive Krümmung zu bekommen. Die Erscheinung ist aber viel stärker und teils durch andere Prozesse verdeckt. In der Tabelle 25 sieht man, dasz bei einer Intensität von 12,1 M.K. nach einer Vorbeleuchtung von 100 Sekunden erst 500 M.K.S. eine deutliche positive Krümmung geben. Nach einer Vorbeleuchtung von 3 Minuten ist es gar nicht mehr möglich eine deutliche positive Krümmung zu bekommen. Bei den noch stärkeren Intensitäten von 25 M.K. und 100 M.K. tritt dieses Stadium worin gar keine deutliche positive Krümmungen zu bekommen sind, noch früher auf: bei 25 M.K. bei einer Dauer der allseitigen Vorbeleuchtung von 100 Sekunden und bei 100 M.K. von 36 Sekunden. In all diesen Tabellen kann man also die Erscheinung zurückfinden, dasz je nachdem die Pflanzen länger oder stärker vorbeleuchtet werden auch mehr Energie zugetührt werden musz um eine positive Krümmung zu bekommen. Um diese Erscheinung noch sorg-

fältiger festzustellen, kann hier eine Versuchsreihe besprochen werden, wobei versucht worden ist diese Abnahme der Empfindlichkeit quantitativ zu bestimmen. Dafür ist die Stärke der resultierenden positiven Krümmung bei verschiedener Stärke der einseitigen Nachbeleuchtung $1\frac{1}{2}$ Stunde nach dem Anfange der Reizung gemessen worden. Bei diesen Beobachtungen wird also die Stärke der erreichten Krümmung in mM. (horizontale Abweichung der Spitze) ausgedrückt (vergl. § 8) statt durch ein + oder ein ++ Zeichen wie das in den Tabellen 24 bis 27 geschehen ist.

Wie im Abschnitte IV bei der Betrachtung des Einflusses der Lichtrichtung ist auch hier aus diesen Zahlen die Energiemenge berechnet worden, welche nötig ist um nach $1\frac{1}{2}$ Stunde eine Krümmung von 1 mM. zu bekommen. Diese Bestimmungen haben bei einer Intensität der Vorbeleuchtung von 30 M.K. stattgefunden. Die Reizdauer der einseitigen Nachbeleuchtung ist so kurz wie möglich gewählt worden. Die Tabelle 28 gibt die Resultate.

Tabelle 28.

Bestimmung der Energiemenge der Nachbeleuchtung, welche nach $1\frac{1}{2}$ Stunde eine Krümmung von 1 mM. verursacht, wenn während verschiedener Zeitdauer allseitig vorbeleuchtet wird mit 30 M.K Temp. 23° C.

Dauer der allseitigen Vorbeleuchtung mit 30 M.K.	Energie der Nachbeleuchtung.
20 Sek.	200 M.K.S.
30 Sek.	365 M.K.S.
1 Min.	800 M.K.S.
2 Min.	?
4 Min.	2500 M.K.S.
15 Min.	1200 M.K.S.
30 Min.	800 M.K.S.
4 Stunden	600 M.K.S.

Wenn man vorläufig nur die vier ersten dieser Zahlen betrachtet dann zeigt sich auch hier wieder die Abnahme der Empfindlichkeit durch die Vorbeleuchtung. Nach 2 Minuten Vorbeleuchtung ist gar keine positive Krümmung mehr zu bekommen.

In dieser Beobachtungsreihe ist also die schon bekannte Tatsache bestätigt worden, dasz vorbeleuchtete Pflanzen weniger empfindlich sind als völlig im Dunkeln gewachsene. Auch Pringsheim war zu diesem Resultat gekommen. Es ist aber fraglich ob es wohl erwünscht ist von einer geringeren Empfindlichkeit vorbeleuchteter Pflanzen zu reden da das eine Aenderung des Perzeptionsvermögens bedeuten würde. Um die Erscheinungen, welche bei allseitiger Beleuchtung auftreten zu verstehen, musz man sie mit einer zweiseitigen Beleuchtung vergleichen. Man hat dazu das Recht da eine allseitige Beleuchtung als eine Reihe von einseitigen Reizungen betrachtet werden kann. Es ist natürlich nicht zu erwarten, dasz der Resultat derselbe sein wird, wenn mit einer Intensität von 5,5 M.K. z.B. während 10 Sekunden allseitig gereizt wird oder wenn das zweiseitig stattfindet. Bei einer allseitigen Beleuchtung werden allen Seiten der Pflanze zusammen $10 \times 5{,}5 = 55$ M.K.S. zugeführt. Um eine derartige Energiemenge zweiseitig zuzuführen würde man entweder mit derselben Intensität beide Seiten 5 Sekunden oder und, das ist sicher richtiger, während derselben Zeit mit der halben Lichtstärke beleuchten müssen. Will man also untersuchen in wie weit eine allseitige Rotation bei 5,5 M.K. dasselbe Resultat hat als eine zweiseitige Beleuchtung, dann wird man sie mit einer zweizeitigen gleichseitigen Beleuchtung mit der halben Lichtstärke 2,75 M.K. vergleichen müssen. Nun ist bei der zweiseitigen Beleuchtung eine Tabelle (Tab. 21 p. 131) für eine Intensität von 5 M.K. gegeben worden. Es wird sich zeigen, dasz diese wirklich sehr gut mit der hier gegebenen Tabelle für eine allseitige Beleuchtung bei

12,1 M.K. (Tabelle 25, p. 144) verglichen werden kann.

In der Tabelle 21 sieht man in der ersten vertikalen Kolumne, dasz nach einer zweiseitigen Vorbeleuchtung von 30 Sekunden bei einer einseitigen Nachbeleuchtung während 30 Sekunden, d. i. mit 150 M.K.S., eine deutliche positive Krümmung auftritt; nach einer Vorbeleuchtung von 2 Minuten können keine deutliche Krümmungen mehr zu stande kommen. Bei diesen zweiseitigen Beleuchtungen wird die sogenannte Unempfindlichkeit dadurch verursacht, dasz die entgegengesetzt gerichtete Krümmung überwunden werden musz. Es ist gar nicht wunderbar, dasz der Ueberschusz welcher einer der Seiten gegeben werden musz um eine Krümmung nach dieser Seite zu bekommen gröszer sein musz je nachdem die Reizung der anderen Seite stärker ist.

Die Uebereinstimmung zwischen den Tabellen 21 und 25 ist aber noch gröszer. Wie schon besprochen wurde, treten bei der zweiseitigen Beleuchtung von 2 und 3 Minuten schon bei schwachen einseitigen Nachbeleuchtungen sehr schwache Krümmungen auf, welche von der Lichtquelle womit nachbeleuchtet worden ist hinweggerichtet sind. Etwas derartiges findet man auch in der Tabelle 25 4. horizontale Kolumne. Bei 1000 M.K.S. tritt hier nach der positiven eine schwache negative Krümmung auf, indem auch bei 500 M.K.S. und 120 M.K.S. eine Tendenz zur negativen Reaktion besteht. Die Krümmungen sind hier nicht deutlich; einige Pflanzen eines selben Versuches krümmen sich schwach positiv aber immer sind einige wenige da welche sich von der Lichtquelle hinweg krümmen. Diese selbe Erscheinung sieht man auch in der Tabelle 26 für 25 M.K. nach einer Vorbeleuchtung, welche 100 Sekunden dauert, bei Nachbeleuchtung mit 500 und 1000 M.K.S. Clark nennt dies das Empfindlicherwerden für die negative Reaktion. Dieser Name ist ebenso wenig zutreffend wie das schon besprochene Unempfindlicherwerden für die positive Reaktion.

Aehnlich wie bei einer zweiseitigen Vorbeleuchtung können die hier genannten Erscheinungen erklärt werden, wenn man die Vorbeleuchtung als eine Kombination einseitiger Beleuchtungen auffaszt deren eine während längerer Zeit fortgesetzt wird. Es ist wohl zu verstehen, dasz die Energie der Vorbeleuchtung sich mit der an derselben Seite bei der Nachbeleuchtung zugeführte Energie summiert und so weniger Energie einseitig zugeführt zu werden braucht als ohne Vorbeleuchtung um eine negative Krümmung zu induzieren. Neben dieser echten negativen Krümmung kommt ähnlich wie bei zweiseitiger Vorbeleuchtung § 28 noch eine scheinbare negative Krümmung vor, welche dadurch entsteht, dasz die längerdauernde Beleuchtung einen schwächeren positiven Effekt hat als die kürzerdauernde.

Die Abnahme der Empfindlichkeit für die positive Reaktion und die Zunahme der Empfindlichkeit für die negative als Folge einer Vorbeleuchtung sind also zwei Prozesse, welche leicht erklärt werden können, wenn die allseitige Vorbeleuchtung als ein Aufeinanderfolgen von einseitigen betrachtet wird und die Nachbeleuchtung als eine Fortsetzung der Reizung einer der vorbeleuchteten Seiten.

In der Tabelle 24 (p. 144) ist von diesem sogenannten Empfindlicherwerden für die negative Reaktion nichts zu spüren; die Ursache musz wahrscheinlich in der schwachen Intensität gesucht werden. Es ist aber nicht ausgeschlossen, dasz die Erscheinung doch auch hier auftritt dasz aber zufälligerweise gerade die guten Lichtmengen nicht untersucht worden sind. Man könnte sie hier erwarten bei 6 bis 10 Minuten Vorbeleuchten und eben in diesem Gebiete sind keine Versuche angestellt worden. Es ist aber auch möglich, dasz bei dieser schwachen Intensität

die Erscheinung gar nicht mehr vorkommt. Ein Analogon könnte man hierfür finden in der Tatsache, dasz auch bei schwachen einseitigen Beleuchtungen keine negative Krümmungen auftreten.

Eine dritte Erscheinung zeigt sich, wenn man die drei letzten vertikalen Kolumnen der Tabellen 23—26 betrachtet. Bei kurzer Dauer der Vorbeleuchtung treten bei diesen Energiemengen immer negative Krümmungen auf. Bei längerer Vorbeleuchtung geht aber dieses Vermögen verloren. Diese selbe Erscheinung ist auch bei einer zweiseitigen Beleuchtung mit nachfolgender einseitigen gefunden (Tab. 21) ebenso bei einer aufeinanderfolgenden Beleuchtung von zwei entgegen gesetzten Seiten. (§ 26). Es zeigt sich in all diesen Fällen dasz, wenn eine der Seiten vorbeleuchtet worden ist, das Vermögen der anderen Seite um negative Krümmungen zu Stande zu bringen abnimmt.

Eine vierte Erscheinung zeigt sich schlieszlich in der Zunahme der Empfindlichkeit für positive Krümmungen nach langer Dauer der Vorbeleuchtung. In der Tabelle 25 wird nach einer Vorbeleuchtung von 5 Minuten bei 1000 M.K.S. eine positive Krümmung sichtbar nach 20 Minuten bei 500 M.K.S. und nach einer Stunde bei etwa 120 M.K.S. So ist auch in den Tabellen 26 und 27 nach 5 Minuten schon wieder die Möglichkeit positive Krümmungen zu bekommen zurückgekehrt. Je länger auch hier die Vorbeleuchtung dauert desto stärker sind die positiven Krümmungen und bei desto geringerer Energiemenge treten sie auf. In der Tabelle 28 ist das quantitativ festgestellt worden. Hier musz nach einer Vorbeleuchtung von 4 Minuten, 2500 M.K.S. nach einer von 4 Stunden nur 600 M.K.S. zugeführt werden um eine Krümmung von 1 mM. nach $1\frac{1}{2}$ Stunde zu bekommen.

Die Tabelle 21 für zweiseitige Beleuchtung mit nachfolgender einseitiger geht nur bis zu einer Beleuchtung

von 5 Minuten. Auch hier ist aber festgestellt worden, dasz die positiven Krümmungen der zwei letzten vertikalen Kolumnen (*l*) nach einer Vorbeleuchtung von 5 Minuten viel stärker sind als nach einer von 3 Minuten. Dieses Stärkerwerden der positiven Krümmungen wird wahrscheinlich zusammenhangen mit der sub 3 konstatierten Abnahme des negativen Reaktionsvermögens. Man findet es auch zurück in der gleichzeitigen Beleuchtung von zwei entgegengesetzten Seiten (§ 25). Hier traten bei Beleuchtungen von 8 und 10 Minuten keine positive Krümmungen auf, wohl bei Beleuchtungen von 25 Minuten und länger. Zum Schlusz kann noch daran erinnert werden, dasz auch bei einseitigen Beleuchtungen bei Ueberschreitung einer gewissen Reizdauer keine negativen Krümmungen mehr auftreten. (vergl. § 14).

Neben den schon besprochenen Beobachtungen musz hier noch der Resultat einer Rotation bei 350 M.K. mitgeteilt werden. Bei Vorbeleuchtungen von 10, 36 und 100 Sekunden treten gar keine deutliche Krümmungen auf. Wird aber während 20 Minuten bei dieser Intensität rotiert, dann treten bei einer Nachbeleuchtung von 12000 M.K.S. positive Krümmungen auf, also auch hier dieselben Erscheinungen, welche schon ausführlich besprochen worden sind. Wenn man die hier erhaltenen Ergebnisse mit den Untersuchungen Pringsheims und Clarks vergleicht, dann ergibt es sich dasz es nicht möglich ist die hier erhaltenen Zahlen mit denen Pringsheims zu vergleichen. Pringsheim hat aber ganz richtig festgestellt, dasz bei vorbeleuchteten Pflanzen mit einer gröszeren Energiemenge gereizt werden musz um eine positive Krümmung zu bekommen als bei im Dunklen gezogenen.

Clarks Figur 2 gibt eine Uebersicht seiner Versuche, welche sich alle auf eine Intensität van 16 M.K. beziehen. Seine Beobachtungen stimmen sehr gut mit den hier mitgeteilten überein. Er hat auch die hier sub 2, 3 und 4

besprochenen Erscheinungen beobachtet. Es ist aber aus den hier mitgeteilten Versuchen hervorgegangen, dasz seine Beschwerden gegen die von Pringsheim behauptete geringere Empfindlichkeit vorbeleuchteter Pflanzen ungegründet sind.

Bei Clarks Figur musz man natürlich immer daran denken, dasz er nicht vorhergesehen hat, dasz geotropische Gegenkrümmungen den Eindruck einer negativen Reaktion geben können. Auszerdem ist er gewohnt bei einer positiven Krümmung mit nachfolgender entgegengesetzt gerichteter nur diese negative Krümmung zu erwähnen. Es musz wahrscheinlich diesem Umstande zugeschrieben werden, dasz er die negative Reaktion über ein gröszeres Gebiet beobachtet hat. Seine Versuche sind in soweit abweichend, dasz er die Energie der einseitigen Nachbeleuchtung nicht in kurzer Zeit zuführt. Wenn er eine schwächere Intensität z. B. die der Tabelle 24 5,5 M.K. benutzt hätte würde das zu stärker abweichenden Resultaten geführt haben. Da hier aber keine Versuche mit einer Nachbeleuchtung, welche in langer Zeit zugeführt wird, ausgeführt worden sind, ist es nicht möglich zu sagen welche Unterschiede das verursacht hätte.

§ 31. Eine allseitige Beleuchtung der eine einseitige vorhergeht.

Pringsheim hat mitgeteilt, dasz wenn nach einer einseitigen Beleuchtung allseitig Licht zugeführt wird, negative Krümmungen hinsichtlich der einseitigen Vorbeleuchtung entstehen. Clark hat das in einer groszen Anzahl Versuche bestätigt. Es ist nicht nötig hier eine ausführliche Auseinandersetzung über die Ergebnisse dieser Beleuchtungsweise zu geben. Eine Reihe in der Tabelle 29 zusammen gebrachten Versuche macht es möglich diese Erscheinung zu vergleichen mit den zweiseitigen Beleuchtungen, welche

Tabelle 29.
Eine einseitige beleuchtung der eine allseitige folgt.

Intensität der Vor- und Nachbeleuchtung.

+ bedeutet Krümmung nach der Lichtquelle der ersten einseitigen Beleuchtung.

— bedeutet Krümmung nach der entgegengesetzten Seite.

Dauer der einseitigen Vorbeleuchtung.	Dauer der allseitigen Nachbeleuchtung.			
	35 Sek.	100 Sek.	300 Sek.	600 Sek.
30 Sek.	++	±	—	— 0
60 Sek.	++	±?	±??	—
180 Sek.	+	++ Spitze—	±	—
300 Sek.	±	±?	±?	—

einer einseitigen folgen, welche schon in § 27 besprochen worden sind. Ebenso wie dort (Tabelle 22 p. 132) zuerst eine Krümmung in Sinne der längerdauernden und später eine im Sinne der kürzerdauernden und auch später anfangenden Beleuchtung sichtbar wird, so tritt auch hier meistens zuerst eine Krümmung im Sinne der einseitigen Vorbeleuchtung auf und erst später eine in der entgegengesetzten Richtung. Bei all diesen Versuchen sind Kontrollbestimmungen auf dem Klinostaten verrichtet worden. Wegen der eklatanten Uebereinstimmung mit den Resultaten einer zweiseitigen Nachbeleuchtung sind diese Versuche eine angenehme Befestigung dasz eine allseitige Beleuchtung als eine allseitige Reizung aufgefaszt werden musz wovon jeder Reiz gesondert von der Pflanze per-

zipiert wird und eine Reaktion verursacht. Ebenso wie es in der Tabelle 22 nicht möglich war in allen Fällen zu bestimmen, wie eine Krümmung in entgegengesetzter Richtung hinsichtlich der einseitigen Beleuchtung aufgefaszt werden muszte, als positive hinsichtlich der kürzerdauernden Reizung oder als negative hinsichtlich der einseitig vorbeleuchteten Seite oder als Kombination beider, ist es auch hier nicht möglich diese Grenze zu ziehen. Mit vollkommener Sicherheit kann aber festgestellt werden, dasz auch bei Lichtmengen, wobei von einer negativen Reaktion nicht die Rede sein kann diese Erscheinungen auftreten. (vergl. § 33).

Clark hat seine Resultate in den Figuren 4 und 5 zusammengefaszt. Wenn man diese mit den hier in der Tabelle 28 gegebenen vergleicht und in Anmerkung nimmt dass Clark gewohnt ist

1⁰. eine vorhergehende positive Krümmung nicht zu erwähnen,

2⁰. keine Kontrollversuche auf dem Klinostaten anzustellen,

3⁰. jede Krümmung, welche der einseitigen Vorbeleuchtung entgegengesetzt gerichtet ist negativ zu nennen, dann ist die Uebereinstimmung sehr befriedigend.

ABSCHNITT VII.

Das Abklingen.

§ 32. Das Abklingen einer allseitigen Beleuchtung.

Die allseitige Vorbeleuchtung macht es möglich eine Erscheinung zu untersuchen, welche gewöhnlich das Abklingen einer Excitation genannt wird. Wenn man eine Pflanze während kürzerer oder längerer Zeit allseitig reizt, wird eine gewisse Unempfindlichkeit erreicht. Es ist nun möglich zu untersuchen, wie lange die Unempfindlichkeit bestehen bleibt und wie schnell sie erlischt. Dazu müssen die Pflanzen nach der Rotation eine gewisse Zeit im Dunkeln gelassen werden. Die geringere Empfindlichkeit, welche in diesen Augenblicken dann noch besteht, kann durch Feststellung der Reaktionsstärke auf einen Reiz von bestimmter Grösze bestimmt werden. Auf die theoretische Möglichkeit in dieser Weise das Abklingen einer Excitation zu bestimmen ist schon von Pringsheim hingewiesen worden.

Diese Versuche sind genau auf dieselbe Weise und mit derselben Methodik verrichtet als die, welche im vorigen Abschnitte besprochen worden sind. Gewählt ist die Untersuchung der Abklingungsweise einer Vorbeleuchtung mit einer Intensität von 25 M.K. während 100 Sekunden und während 20 Minuten.

Wie aus der Tabelle 26 hervorgeht ist nach einer Rotation van 100 Sekunden mit einer Intensität von 25

M.K. keine positive Reaktion mehr zu bekommen. Es war interessant zu wissen ob das Reaktionsvermögen für positive Krümmungen wieder zurückkehren würde und wie das geschehen würde. Die Tabelle 39 enthält die hierfür nötigen Data. In der linken Kolumne ist die Zeit zwischen allseitiger Vor- und einseitiger Nachbeleuchtung angegeben worden. Die Energiemengen der einseitigen Nachbeleuchtung sind dieselben wie in den Tabellen 23 bis 27.

Zum Vergleich ist in der untersten horizontalen Kolumne die Reaktion auf die einseitige Beleuchtung, wenn die Pflanzen gar nicht vorbeleuchtet worden sind, aufgenommen worden. Die erste horizontale Kolumne ist aus der Tabelle 26 der dritten horizontalen Reihe übergenommen.

Tabelle 30.

Abklingen einer allseitigen Vorbeleuchtung.

Während 100 Sek. vorbeleuchtet mit einer Intensität von 25 M.K.

Zeit zwischen Vor- und Nachbeleuchtung.	Energie der einseitigen Nachbeleuchtung in M.K.S.								
	22	44	125	250	500	1000	4500	13.500	27.000
sogleich				0	?	?	—?	—	—
1 Min.					+?	+? 0	—	—	—
5 Min.			+	+	++	++	++	±?	—
20 Min.		+	++	++	++	++	++	+schwach 0	—?
1 Stunde	+	++	++	++	++	++	+	0	—?
Nicht vorbeleuchtet	+	++	++	++	++	++	±	—	—

Wenn nur eine Minute zwischen dem Ende der allseitigen Vorbeleuchtung und dem Anfange der einseitigen Nachbeleuchtung verlaufen ist, ist es schon möglich eine schwache positive Reaktion zu bekommen. Allmählich kommt die Empfindlichkeit wieder zurück, sodasz nach einer Stunde fast das ursprüngliche Reaktionsvermögen wieder hergestellt ist.

Bei den starken Energiemengen, welche eine negative Krümmung verursachen, ist noch etwas Merkwürdiges zu bemerken. Bei einer einseitigen Nachbeleuchtung mit 4500 M.K.S. treten, wenn sogleich nachbeleuchtet wird, negative Krümmungen auf. Nach 5 Minuten Warten zwischen Vor- und Nachbeleuchtung werden nicht mehr diese sondern positive sichtbar. Auch bei Nachbeleuchtung mit 13500 M.K.S. und 27000 M.K.S. ist dies, wenn auch schwächer, zu beobachten. Um die Ursache dieser Erscheinung zu verstehen, musz man sich erinnern, das in der Tabelle 26 bei einer längeren Vorbeleuchtung als 3 Minuten, z. B. von 5 Minuten keine negative Krümmungen mehr erreicht werden. Es scheint erlaubt zu sein zwischen diesen zwei Erscheinungen Zusammenhang zu suchen, sodasz man sich denken kann, dasz das nicht mehr Auftreten negativer Krümmungen bei dieser starken einseitigen Nachbeleuchtung die Folge eines Prozesses ist, welche abhängig ist von der Energiemenge womit vorbeleuchtet worden ist, welcher aber eine gewisse Zeit eingewirkt haben musz um diese Erscheinung zu verursachen (vergl. § 38).

Aus der Tabelle 30 geht hervor, dasz, wenn zwischen Vor- und Nachbeleuchtung eine Stunde verlaufen ist, die Möglichkeit negative Krümmungen zu bekommen wieder einigermaszen hergestellt ist. Für die positive Krümmung ist die Pflanze nach dieser Zeit ganz in den ursprünglichen Zustand zurückgekommen aber wie aus dem Vergleich mit der untersten horizontalen Kolumne hervorgeht noch nicht ganz für die negative Reaktion.

Tabelle 31.

Abklingen einer allseitigen Vorbeleuchtung.

Während 20 Minuten allseitig vorbeleuchtet mit einer Intensität von 25 M.K.

Zeit zwischen Vor- und Nachbeleuchtung.	Energie der einseitigen Nachbeleuchtung in M.K.S.								
	22	44	125	250	500	1000	4500	13.500	27.000
sogleich				0	+	++	++	++	++
1 Min.				+?	+	++	++	++	—
5 Min.			+?	+	++	++	++	++	—
20 Min.		+?	++	++	++	++	++	+	±?
1 Stunde	+?	+	++	++	++	++	++ +	±? 0	—?
Nicht vorbeleuchtet	+	++	++	++	++	++	±	—	—

Die Tabelle 31 gibt das Abklingen einer allseitigen Vorbeleuchtung mit derselben Intensität (25 M.K.) welche 20 Minuten gedauert hat. Wenn sogleich einseitig nachbeleuchtet wird, ist eine negative Reaktion nicht zu bekommen, sondern treten von 500 M.K.S. bis zu 27000 M.K.S. starke positive Krümmungen auf. Auch hier sieht man, wenn längere Zeit zwischen der allseitigen Vorbeleuchtung und der einseitigen Nachbeleuchtung verläuft, die Empfindlichkeit für positive Krümmungen zurückkehren; damit geht zusammen die Möglichkeit für das Auftreten einer negativen Reaktion bei starken Nachbeleuchtungen. Nach einer Stunde ist fast die ursprüngliche Empfindlichkeit wieder hergestellt; 22 M.K.S. geben eine schwache

positive Krümmung und 27000 M.K.S. geben wieder eine negative Reaktion.

Wie die Abnahme der Empfindlichkeit durch Vorbeleuchtung in der Tabelle 28 quantitativ festgelegt worden ist, sind auch über der Rückkehr der Empfindlichkeit einige quantitative Bestimmungen verrichtet worden. Diese Werte beziehen sich auf eine allseitige Vorbeleuchtung von 73 M.K. während 60 Sek. Bei einer einseitigen Nachbeleuchtung, welche unmittelbar folgt, ist keine positive Reaktion zu bekommen. Auch hier ist wie in der Tabelle 28 die Energiemenge bestimmt worden, womit einseitig nachbeleuchtet werden musz um nach $1\frac{1}{2}$ Stunde eine Krümmung von 1 mM. zu bekommen.

Tabelle 32.

Abklingen einer allseitigen Vorbeleuchtung mit einer Intensität von 73 M.K. während 60 Sek.

Einseitige Nachbeleuchtung	Energiemenge, welche nach $1\frac{1}{2}$ Stunde eine positive Krümmung von 1 mM. gibt.
folgt sogleich	keine Reaktion.
nach 12 Sek.	keine Reaktion.
30 Sek.	1540 M.K.S.
2 Min.	730 M.K.S.
8 Min.	104 M.K.S.
30 Min.	30 M.K.S.
60 Min.	25 M.K.S.

Diese Tabelle stützt die schon mitgeteilten Beobachtungen.

§ 33. Eine einseitige Beleuchtung der eine einseitige der entgegengesetzten Seite nicht sogleich folgt.

Nach Analogie des im vorigen Paragrafen besprochenen Abklingens einer allseitigen Vorbeleuchtung kann man die

Frage stellen, welchen Einflusz es hat wenn zwischen zwei entgegengesetzt gerichteten gleich starken Beleuchtungen eine gewisse Zeit verläuft. Tabelle 33 zeigt die schon früher besprochene Erscheinung, dasz je nachdem zwischen zwei Beleuchtungen längere Zeit verläuft, die Möglichkeit zunimmt, dasz jede der Reizungen sich in einer Krümmung äuszert. Nur dann wird diese Erscheinung verständlich sein, wenn man annimmt dasz beide Krümmungsprozesse fast unabhängig von einander stattfinden.

Tabelle 33.

105 M.K.S. (7 Sek.) sogleich danach die entgegengesetzte Seite 105 M.K.S. (7 Sek.)	keine Krümmung
Zeit zwischen den 2 Reizen 1 Min.	keine Krümmung
„ 2 Min.	erst Spitze 1 dann Spitze 2
„ 4 Min.	erst 1 dann schwach 2
„ 8 Min.	erst 1 dann stark 2

§ 34. Eine einseitige Beleuchtung der eine allseitige nicht sogleich folgt.

Im Paragrafen 31 ist besprochen worden, dasz wenn einer einseitigen Beleuchtung eine allseitige folgt, meistens zuerst eine Krümmung im Sinne der einseitigen Beleuchtung sichtbar wird indem später eine entgegengesetzt gerichtete folgt. Aus der Tabelle 34 geht hervor, dasz wenn zwischen dem Zuführen der einseitigen und der allseitigen Beleuchtung eine gewisse Zeit verläuft, diese Erscheinung noch stärker hervortritt. Wird z. B. erst mit 125 M.K.S. einseitig beleuchtet und gleich danach 250 M.K.S. allseitig zugeführt, dann tritt allein eine Krümmung im Sinne der einseitigen Vorbeleuchtung auf.

Tabelle 34.

⊢ bedeutet gekrümmt nach der Lichtquelle der einseitigen Vorbeleuchtung.

— bedeutet gekrümmt nach der entgegengesetzten Seite.

Einseitige Vorbeleuchtung 3 × 100 M.K.	Allseitige Nachbeleuchtung.			Einseitige Vorbeleuchtung 5 Sek. × 25 M.K.	Alls. Nachbel.
	10 × 100	35 × 100	25 × 450		10 × 25
sogleich	+	—	0	sogleich	++
nach 1 Min.	+	+?? —	0 —	nach 1 Min.	++ +
nach 3 Min.	+? —?	+?? —	+?? —	nach 3 Min.	+ 0
nach 5 Min.	+ —	+ —	+ —	nach 5 Min.	+ —?
nach 20 Min.	+ —	+ —	+ —	nach 20 Min.	+ —

Je nachdem längere Zeit zwischen den zwei Beleuchtungen verläuft, nimmt die Möglichkeit zu dasz auch die entgegengesetzt gerichtete Krümmung sichtbar wird. So geht aus der Tabelle 34 hervor, dasz bei einer Ruhezeit von 20 Minuten die beiden Krümmungen geschieden auftreten. Bei diesen Energiemengen kann von einer negativen Reaktion nicht die Rede sein. Man kann hier also mit Sicherheit schlieszen, dasz die Krümmung, welche der einseitigen Vorbeleuchtung entgegengesetzt gerichtet ist, als eine positive Krümmung betrachtet werden musz, welche durch die bei der allseitigen Beleuchtung an der nicht vorbeleuchteten Seite zugeführte Energiemenge verursacht wird. Auch hier zeigt es sich wieder ganz deutlich, dasz die allseitige Beleuchtung als eine Kombination einseitiger Reizreaktionen betrachtet werden musz. Die weiter noch in der Tabelle 34 mitgeteilten Werte zeigen für gröszere Energiemengen dieselbe Erscheinung.

§ 35. Zusammenfassung.

Bei all den Versuchen, welche in diesem Abschnitte beschrieben worden sind, hat es sich gezeigt, dasz es einen groszen Unterschied macht ob zwei Beleuchtungen unmittelbar aufeinander folgen oder dasz eine gewisse Zeit dazwischen verläuft.

Wenn zwischen zwei Beleuchtungen von entgegengesetzten Seiten einige Zeit verstrichen ist, äuszern sie sich jede in einer Krümmung. (§ 33). Ist die zweite Beleuchtung eine allseitige, so wird doch eine Scheidung der zwei Beleuchtungen auftreten d. h. bei der allseitigen Beleuchtung heben die ebensostarken entgegengesetzt gerichteten Reize einander nicht auf. Je längere Zeit zwischen Vor- und Nachbeleuchtung verläuft, desto stärker äuszern sich die Krümmungen jede für sich. Das ist verständlich wenn man in Anmerkung nimmt dasz ein Reiz viel früher angefangen hat als der andere denn dann ist das nur eine Ausbreitung des Vermögens zwei entgegengesetzt gerichteter Krümmungen, sich jede stärker in einer Krümmung zu äuszern, je nachdem die Zeit, welche zwischen dem Anfange ihrer Induktion verläuft, gröszer ist.

Es ist nicht wahrscheinlich, dasz diese Erscheinung beruht auf einer Aenderung der Empfindlichkeit in der Seite, welche durch die einseitige Beleuchtung vorbeleuchtet worden ist. (vergl. § 37).

Wohl ist es möglich, dasz wenn lange Zeit zwischen einer einseitigen Vor- und einer allseitigen Nachbeleuchtung verläuft, die Krümmung schon eine Spitzenasymmetrie verursacht hat und diese eine Aenderung der Beleuchtungsumstände zu Folge hat. Bei der Studierung der von Clark mitgeteilten Erscheinung, dasz auch durch einseitige geotropische Reizung mit nachfolgender allseitigen Beleuchtung eine Reaktion sichtbar wird, welche dem geotropischen Reize entgegengesetzt gerichtet ist, wird man dieses in

Betracht ziehen müssen. Auch die Versuche über das Abklingen einer allseitigen Vorbeleuchtung haben auf das, selbe Prinzip gewiesen, dasz zwei Krümmungen einander weniger entgegenwirken je nachdem längere Zeit dazwischen verlaufen ist. Hier wird die Summation mit der Energiemenge, welche an derselben Seite zugeführt worden ist bei der allseitigen Beleuchtung, ziemlich leicht stattfinden können wenn nur kurze Zeit seit der allseitigen Vorbeleuchtung verstrichen ist. In dem Masze wie die Zeit zwischen Vor- und Nachbeleuchtung länger ist, wird diese Summation geringer werden und zu gleicher Zeit die Gegenwirkung der Krümmung der anderen Seite weniger Einflusz haben. Da hier aber der Anfang aller Induktionen gleichzeitig ist, wird die Energiemenge, welche an der nicht nachbeleuchteten Seite zugeführt wurde, sich nicht in einer Krümmung äuszern, und nur der Krümmung der anderen Seite entgegenwirken können.

TEIL III.

Theoretische Betrachtungen.

§ 36. Die Kompliziertheit der Reizprozesse.

Man ist gewohnt die Reizerscheinungen als Auslösungsvorgänge zu betrachten; da diese aber ebensogut bei nicht vitalen als bei vitalen Prozessen auftreten, hat man auf diese Weise die Reizreaktionen zwar einer umfangreichen Gruppe von Erscheinungen untergeordnet, sich aber einer befriedigenden Erklärung nicht genähert. Man ist tief durchdrungen von der auszerordentlichen Kompliziertheit der Reizprozesse, Dadurch ist man dazu gekommen zu versuchen die tropistischen Reizprozesse in einfachere zu teilen. So hat man bei der photo- und geotropischen Reizreaktion drei Teilprozesse unterschieden. Es sind die perzeptorische, die duktorische und die Krümmungsphase. Es ist nicht zu verneinen, dasz in vielen Fällen diese Unterscheidung berechtigt scheint. Das ist dann der Fall wenn die Krümmung in einem anderen Teile der Pflanze stattfindet als der Perzeptionsprozesz. Es ist aber erwünscht, darauf hinzuweisen, dasz wenn derselbe Teil der Pflanze, welcher den Reiz perzipiert auch die Krümmung ausführt, die logische Notwendigkeit einer dergleichen Einteilung fehlt. Man ist aber gewohnt in diesem Falle anzuführen dasz doch immer einige Zeit verläuft bevor die Krümmung auch des gereizten Teiles sichtbar wird und man stellt sich vor dasz in dieser sogenanten Latenzzeit die duktorischen Prozesse stattfänden. Die im expe-

rimentellen Teil mitgeteilten Resultate weisen darauf hin, dasz man mit dergleichen aprioristischen Betrachtungen sehr vorsichtig sein soll. Zwar ist es nicht möglich das Bestehen einer duktorischen Phase zu leugnen, doch hat es sich gezeigt, dasz wenn sie besteht sie sicher kleiner sein musz als von den meisten Untersuchern bisher angenommen wurde.

Die Vorstellung, welche man sich bisher von der tropistischen Reaktion gemacht hat, beruht fast ganz auf Hypothesen. Man denkt sich eine Kette von Auslösungsprozessen wovon jeder Prozesz den folgenden auslöst. Selbst geht man so weit anzunehmen, dasz auszerdem jede Reizreaktion neben dem in der Kette folgenden noch eine zweite auslösen würde, welche bestrebt wäre den ursprünglichen Zustand wieder herzustellen. Dergleichen Vorstellungen haben den Nachteil, dasz sie die Beobachtungen und Versuche immer mehr oder weniger in eine bestimmte Richtung wenden. Es könnte darum besser scheinen in diesem Augenblicke eine abwartende Haltung anzunehmen, ins besondere da neue Untersuchungen immer mehr darauf hinweisen dasz die Kompliziertheit der Reizprozesse nicht so grosz ist als man sich vorgestellt hat. Die Möglichkeit wird man offen lassen müssen, dasz der tropistische Reizprozesz insoweit weniger kompliziert gedacht werden kann, dasz in dem Falle wo die Krümmung auf derselben Stelle stattfindet wie die Perzeption eine duktorische Phase fehlen kann.

Die mitgeteilten Versuche haben aber auf eine ganz andere Weise von Komplikationen hingewiesen. Neben einander können im Koleoptyle eines Avenakeimlinges mehrere Reaktionen verlaufen. Positive und negative Reaktionen nach allen Seiten gerichtet kommen in allen Teilen des Keimlinges in der Spitze wie in der Basis mehr oder weniger unabhängig von einander zustande. Dadurch wird die Analyse der phototropischen Reizprozesse auszer-

ordentlich erschwert. Ob man dazu berechtigt ist die Reaktion einer einzigen Zelle als einheitlich zu betrachten und die des Keimlinges als Resultante der gesammten Zellreaktionen, oder dasz diese Vorstellung ebenso falsch ist als die dasz der Keimling einheitlich reagiert wird durch künftige Untersuchungen entschieden werden müssen.

§ 37. Die Energiehypothese und die Produktregel.

Fröschel[1]) und Blaauw[2]) haben gefunden, dasz bei Lichtreizung für den Schwellenwert der Reaktion das Produkt aus Lichtstärke und Beleuchtungsdauer konstant ist, d. h. dasz um eine eben merkbare Krümmung zu veranlassen es gleichgültig ist ob man längere oder kürzere Zeit mit schwacher oder mit starker Intensität reizt, wenn nur dafür gesorgt wird, dasz das Produkt von Lichtstärke und Reizdauer einen bestimmten Wert beträgt.

Frau Rutten—Pekelharing[3]) und Maillefer[4]) haben ein analoges Gesetz für Reizung mit Zentrifugalkraft festgestellt. Die einfache Beziehung, welche zwischen Kraft (Lichtstärke) und Reizdauer bestehen musz um einen minimum Effekt zu bekommen wird hier immer Produktregel genannt werden. Die Erklärung dieser Produktregel wird gefunden in der Hypothese, dasz die Stärke der Perzeption bestimmt

[1]) Fröschel, P. Untersuchung über die heliotropische Präsentationszeit. Sitz. ber. d. Kais. Akad. der Wiss. Wien Math. naturw. Kl. 1e Abt. Bd. CXVII 1908. Bd. CXVIII. 1909.

[2]) Blaauw, A. H. Die Perzeption des Lichtes. Recueil des Trav. Botan. Néerlandais. Vol. V. 1909.

[3]) Rutten-Pekelharing, C. J. Untersuchungen über die Perzeption des Schwerkraftreizes. Recueil des Trav. Botan. Néerl. Vol. VII. 1910.

[4]) Maillefer, A. Étude sur le géotropisme, Bull. d. l. soc. vaud. 5me série Vol. XLV 1909. Vol. XLVI. 1910.

wird durch das Produkt von Kraft (Lichtstärke) und Reizdauer. Beim Phototropismus hat dieses Produkt eine bestimmte Bedeutung. Es ist die zugeführte Energiemenge. Nimmt man an, das die Wirkung der Zentrifugalkraft kinetisch ist, dann wird hier eine gewisse Arbeit verrichtet. Es ist erwünscht diese Hypothese über die Art der Perzeption von der Produktregel unterscheiden zu können; darum wird sie hier als Energiehypothese bezeichnet werden. Neben einander stehen also Produktregel und Energiehypothese; die Energiehypothese gibt eine Beziehung zwischen Reizstärke und Perzeption, die Produktregel zwischen Reizstärke und Reaktion. Die Wichtigkeit der Unterscheidung besteht darin, dasz die Gültigkeit der Energiehypothese unbeschränkt ist indem die Grenzen der Gültigkeit der Produktregel näher betrachtet werden müssen. Bei der Besprechung des Schwellenwertes (§ 12) hat es sich gezeigt, dasz Blaauw nicht mit der wirklichen Schwelle gearbeitet hat. Mit Sicherheit konnte festgestellt werden, dasz schon nach Reizung mit 1 M.K.S. eine äuszerst schwache Reaktion sichtbar wird und nicht wie er meinte bei 20 M.K.S. die kleinste sichtbare Krümmung auftritt. Da also Blaauw mit einer Reaktion von bestimmter meszbaren Stärke gearbeit hat, musz man sich fragen ob die Produktregel zufälligerweise für diese von ihm als Indikator gewählte Krümmungsstärke gültig ist oder dasz diese Regel für jede Krümmungsstärke gilt. In diesem Falle würde man eine grosze Ausbreitung der Produktregel bekommen und sie so definieren müssen um einen bestimmten Effekt zu bekommen ist es gleichgültig ob eine Energiemenge in kurzer oder langer Zeit zugeführt wird. Auf Grund von Versuchen mit groszen Energiemengen (§ 15) wobei negative Krümmungen auftreten, ist mit Sicherheit festzustellen, dasz das nicht der Fall ist, dasz die Produktregel nur eine beschränkte Gültigkeit hat.

Vor grosze Schwierigkeiten kommt man zu stehen, wenn

man untersuchen will ob für die Energiemengen, welche starke positive Krümmungen verursachen die Produktregel gültig ist. Es versteht sich, dasz beim Vergleich von Krümmungen, durch Reizung mit einer selben Energiemenge während Zeiten welche sehr verschieden sind entstanden, die resultierenden Krümmungen als ungleichartige betrachtet werden müssen. (Vergl. § 9). Wie schon früher auseinandergesetzt worden ist, besteht noch kein Mittel ungleichartige Krümmungen mit einander zu vergleichen. Man kann sich das am leichtesten verständlich machen, wenn man sich vorstellt welche Krümmungen man bekommt wenn 80 M.K.S. in 1 Sek. oder in 4 Stunden zugeführt werden. Die erste Krümmung wird schon nach 30 Minuten sichtbar und nach einer Stunde deutlich zu beobachten sein, die zweite musz viel später auftreten da nach 30 Minuten erst 10 M.K.S. nach einer Stunde nur 20 M.K.S. zugeführt worden sind und die dazu gehörigen Krümmungen eine gröszere experimentelle Reaktionszeit besitzen. An zweiter Stelle ist es experimentell nicht möglich einen Reiz während langer Zeit mit derselben Stärke zuzuführen. Die Ursache dessen ist, dasz die Pflanze zich während der Reizung krümmt. Aus den im Abschnitt IV mitgeteilten Resultaten von Versuchen, wobei das Licht unter verschiedenen Winkeln einfiel, ist hervorgegangen, dasz sobald die Spitze sich gekrümmt hat die Beleuchtung unter ganz abweichenden Verhältnissen stattfindet.

Die Frage ist ob die obengenannten Beschwerden nicht in Kraft waren bei den Untersuchungen van Blaauw und Fröschel. Es ist sehr wahrscheinlich dasz das wohl der Fall war. Mit Sicherheit ist festgestellt worden, dasz wenn mit einer Intensität van 1/1000 M.K. beleuchtet wird, schon nach 170 Minuten (16° C.) eine schwache Spitzenasymmetrie den Anfang der Krümmung andeutet. Um 20 M.K.S. mit dieser Intensität zuzuführen würde

man 20000 Sekunden, das ist mehr als $5\frac{1}{2}$ Stunde, reizen müssen. Während der ganzen Zeit, dasz die Spitze asymmetrisch ist sind die Beleuchtungsumstände geändert und kann sowohl Autotropismus wie geotropische Aufrichtung das Stärkerwerden der Krümmung entgegenarbeiten. Keiner der beiden Untersucher hat die Stärke der Krümmung beachtet, indem es auf Grund des obengesagten für unwahrscheinlich gehalten werden musz, dasz eine selbe Stärke bei langer und kurzer Dauer erreicht werden könnte. Es liegt also keine Veranlassung vor zu meinen, dasz die Gültigkeit der Produktregel selbst in diesem Falle streng bewiesen sei. Es wird aber äuszerst schwierig sein die Versuche so zu wiederholen, dasz es möglich ist Abweichungen von der Produktregel festzustellen. Jetzt kann nur zu einer ziemlich groszen Gültigkeit sowohl bei Schwerkraft als bei Lichtreizung geschlossen werden.

Die Produktregel hat eine merkwürdige Bestätigung gefunden bei der Untersuchung groszer Energiemengen. Im Abschnitte II § 15 ist festgestellt worden, dasz auch für das Auftreten der negativen Reaktion die Produktregel gültig ist. Es ist sehr merkwürdig, dasz es gar keinen Unterschied macht ob solche grosze Energiemengen in wenigen Sekunden oder in vielen Minuten zugeführt werden. Es hat sich aber auch gezeigt, dasz eine negative Krummung nicht mehr auftritt wenn die Energiemenge nicht innerhalb einer bestimmten Zeit zugeführt wird, (etwa 25 Minuten). Nur bis zu diesem Wert von etwa 25 Minuten ist die Produktregel gültig. Es ist wohl einigermaszen begreiflich, dasz eine derartige Zeitgrenze für das Auftreten der negativen Krümmung bestehen musz, denn wenn eine grosze Energiemenge in langer Zeit zugeführt wird, musz die Aenderung, welche in der Pflanze beim Anfange entstanden ist, schon Veranlassung zu einer positiven Krümmung gegeben haben sodasz eine Zusammen-

wirkung aller primairen Aenderungen zu einer negativen Reaktion nicht mehr stattfinden kann. Es ging aus den Versuchen hervor dasz diese Zeitgrenze etwa 25 Minuten beträgt. Nun tritt nach dieser selben Zeit auch die stärkere sichtbare Krümmungsreaktion auf. Das bringt uns dazu zu denken dasz vielleicht eine gewisse Beziehung besteht zwischen dem nicht mehr Summieren der primairen Aenderungen und dem Auftreten der Krümmung. In diesem Falle würde das nicht mehr Zustandekommen der negativen Reaktion bei schwachen Intensitäten verursacht werden durch das stärkere Auftreten der Krümmung bevor die Energiemenge welche negative Krümmung veranlaszt zugeführt worden ist.

Das zweite Problem, welches gelöst werden musz, ist die Frage warum bei Beleuchtungen welche länger dauern als die welche negative Krümmung verursachen keine negative sondern nur positive Krümmungen auftreten. In § 17 ist auseinandergesetzt worden dasz für das nicht mehr Auftreten der negativen Reaktion die Produktregel in viel geringerem Masze gilt. Mit Sicherheit konnte festgestellt werden dasz bei Intensitäten kleiner als 450 M.K. das Gebiet wo die negative Reaktion sichtbar ist immer kleiner wird. Bei gröszeren Intensitäten zeigten die Versuche auch, dasz das nicht mehr Auftreten der negativen Reaktion nicht bei einer konstanten Energiemenge stattfindet. Da aber diese Beobachtungen nicht ganz mit denen bei kleineren Intensitäten verglichen werden können (Abweichungen in Temperatur und Zusammensetzung des Lichtes) wird über die Möglichkeit dasz bei diesen das nicht mehr Auftreten der negativen Reaktion wohl von einer konstanten Energiemenge abhängig ist kein Urteil ausgesprochen werden.

Clark hat sich vorgestellt, dasz um diese sogenannte zweite positive Krümmung zu bekommen eine Erregungshöhe erreicht werden müsse, welche gröszer sei als die

für die negative Reaktion. Nach seiner Auffassung würde also ein qualitativer Unterschied bestehen zwischen der ersten und der zweiten positiven Krümmung. In § 17 sind die Gründe auseinandergesetzt worden warum diese Auffassung sehr unwahrscheinlich ist. Es zeigte sich, dasz die Beobachtungen vielmehr darauf hinweisen, dasz die negativen Erscheinungen auf die positiven superponiert sind und dasz ein Unterschied zwischen erster und zweiter positiver Krümmung nicht gemacht werden kann.

Pringsheim [1]) hat eine theoretische Vorstellung gegeben von den Prozessen, die durch den Einflusz der Lichtreizung in der Pflanze stattfinden. Da seine Auffassungen sich im Laufe seiner Untersuchungen geändert haben ist es erwünscht darauf hinzuweisen dasz hier die Vorstellung besprochen wird welche er auf p. 459 u. f. der zweiten Mitteilung gegeben hat. Er denkt sich das Zustandekommen der negativen Reaktion abhängig von einer bestimmten Erregungsstärke. Nun tritt aber schon vom Anfange der Beleuchtung eine Aenderung der Lichtstimmung auf, welche verursacht dasz die Erregung abnimmt. „Es wird also nach einiger Zeit derselbe Reiz der im Beginne bei niedriger Siimmung, eine starke Erregung bewirkt hat an Wirkung verlieren, die Erregung wird sinken und kann sekundär unter das für negative Reaktion nötige Masz heruntergehen". Auf diese Weise versucht Pringsheim zu erklären, dasz bei einer starken Intensität bei kurzer Reizdauer negative, bei längerer positive Krümmung auftritt. Auch er nimmt also keinen prinzipiellen Unterschied zwischen erster und zweiter positiven Krümmung an. Die Vorstellung ist sehr anziehend. Die grosze Beschwerde ist aber, dasz man sich in diesem Augen-

[1]) Pringsheim, E. Studien zur heliotropischen Stimmung und Präsentationszeit. Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. IX. 1909.

blicke noch gar keine Vorstellung davon machen kann wovon das Zustandekommen der negativen Krümmung abhängt und es noch nicht festgestellt is ob das nicht mehr Auftreten der negativen Reaktion bei stärkeren Intensitäten als 450 M.K.S. wirklich nicht bei einer konstanten Energiemenge stattfindet. Die Möglichkeit kann aber nicht geleugnet werden, dasz wie Pringsheim sich vorstellt eine Stimmungsänderung stattfindet; diese müszte dann aber bei stärkeren Intensitäten früher auftreten als bei schwächeren. (vergl. § 17). Die Gültigkeit der Produktregel für die negative Reaktion ist nicht im Gegensatz zu Pringsheims Meinung dasz die Stimmungsänderung sogleich nach dem Beginne der Reizung anfange; nur ist es notwendig anzunehmen dasz der Betrag, womit die Erregung durch den Stimmungsprozesz abnimmt ebenfalls abhängig ist von der zugeführten Energiemenge.

In Zusammenhang mit der Frage wovon das Auftreten der negativen Reaktion abhängig ist, ist es erwünscht hier noch eine Erscheinung in Erinnerung zu bringen welche bei der Untersuchung zweiseitiger und allseitiger Beleuchtungen erhalten ist. In § 26 hat es sich gezeigt, dasz wenn erst während einiger Zeit eine der Seiten eines Keimlings beleuchtet wird, bei einer Beleuchtung der entgegengesetzten Seite keine negative Krümmung erzielt werden kann. Auch bei einer zweiseitigen Beleuchtung mit folgender einseitiger § 27 und bei einer allseitigen Beleuchtung mit folgender einseitiger (§ 30 sub 3 und 4) ist festgestellt worden, dasz die Möglichkeit negative Krümmungen zu bekommen verschwinden kann. Wie dort ausführlich auseinandergesetzt worden ist, kommt die Pflanze bei kurzer zweiseitiger oder allseitiger Vorbeleuchtung in ein Stadium worin bei schwacher einseitiger Reizung positive, bei stärkerer negative Krümmungen erhalten werden. Hat die Vorbeleuchtung länger gedauert so kommt das Stadium worin nur negative Krümmungen

zu erzielen sind. Bei noch längerdauernden Vorbeleuchtungen treten aber nach allen einseitigen Reizen nur positive Krümmungen auf. Die Energiemenge wobei dann die positive Krümmung auftritt ist aber immer kleiner als die Energiemenge welche bei einer gewöhnlichen einseitigen Beleuchtung die „zweite positive Krümmung" veranlassen würde; auch wenn man bei der Energiemenge der einseitigen Nachbeleuchtung die schon bei der Vorbeleuchtung dieser Seite zugeführte Energiemenge in Anmerkung nimmt. Das musz dadurch verursacht werden dasz bei der Vorbeleuchtung der entgegengesetzten Seite Energie zugeführt worden ist. Ebenso wie das für die einseitige Beleuchtung auseinandergesetzt worden ist besteht auch bei den allseitigen Vorbeleuchtungen eine gewisse Beziehung zwischen Intensität und Reizdauer für die zweite positive Krümmung. Auch hier tritt das Verlorengehen der Möglichkeit um negative Krümmungen zu erzielen schneller auf je nachdem die Intensität der Vorbeleuchtung stärker ist. Bei einer schwachen Intensität bleibt sie selbst so gering, dasz es immer möglich ist eine negative Krümmung durch starke einseitige Nachbeleuchtung zu bekommen. (vergl. Tab. 24—27).

Die Untersuchung der Abklingprozesse (§ 32) hat gezeigt, dasz dieselbe Erscheinung — das Verlorengehen der Möglichkeit um negative Krümmungen zu bekommen — auch auftritt, wenn nach einer Vorbeleuchtung, welche zu dem Stadium geführt hat worauf eine einseitige Nachbeleuchtung keine positive Reaktion gibt und nur negative Krümmungen erhalten werden, eine Ruhepause kommt; es ist nicht unmöglich, dasz der Prozesz (der „Stimmungsprozesz") welcher das Verlorengehen der Möglichkeit um negative Krümmungen zu erzielen verursacht hier nach dem Ende der Vorbeleuchtung weiter geht und zu Folge hat, dasz wenn einige Zeit später einseitig nachbeleuchtet wird wohl positive Krümmungen zu erzielen sind. Über

die Art dieses sogenannten „Stimmungsprozesses" ist noch nichts zu sagen. Nur kann hier an eine interessante Beobachtung Pringsheims bei Keimlingen von Panicum erinnert werden, wobei die Perzeption und die Reaktion in verschiedenen Zonen lokalisiert sind. Hier zeigte sich dasz auch durch Vorbeleuchtung der Reaktionszone (Pflanzen mit umhüllter Spitze) eine Verkürzung der Reaktionszeit erhalten wurde. (p. 288 1 Mitteil.) Pringsheim sagt „Das Ergebnis läst eine verschiedenartige Deutung zu. Scheinbar die einfachste ist die, dasz heliotropische Reizbarkeit und Umstimmungsfähigkeit verschieden lokalisiert sind und dasz letztere an die Krümmungsfähigkeit gebunden ist, die das Hypokotyl allein besitzt . . . ." Er fügt hinzu „Ebensogut kann eine Leitung des Stimmungsreizes in akropetaler Richtung nach der Koleoptyle stattfinden." Diese Beobachtung weist jedenfalls auf die Möglichkeit hin, dasz der sogenannte „Stimmungsprozesz" keine Empfindlichkeitsänderung verursacht, sondern in irgend einer Weise mit den späteren Phasen des Krümmungsprozesses zusammenhängt. Ob es wirklich erlaubt ist die hieroben besprochenen Erscheinungen mit einander in Zusammenhang zu bringen wird durch künftige Untersuchungen entschieden werden müssen.

Als Resultat der Besprechung der Gültigkeit der Produktregel für die negative Reaktion kann festgestellt werden, dasz nur bei Beleuchtungszeiten kleiner als 25 Minuten der negative Effekt bei derselben Energiemenge auftritt. Bei längeren Beleuchtungen ist die Regel nicht mehr gültig. Ueber das Ende der negativen Reaktion ist noch nichts mit Sicherheit zu sagen.

Es ist nun die Frage ob wenn die Produktregel nicht mehr gültig ist dennoch die Energiehypothese in Kraft sein kann. Bisher ist noch keine Veranlassung da anzunehmen dasz eine Grenze besteht für die Gültigkeit der Hypothese, dasz der primaire Prozesz, der in der Pflanze

unter dem Einflusz des Lichtes stattfindet, bestimmt wird durch die zugeführte Energiemenge.

Neben dieser Fundamentalhypothese kann man noch eine zweite Voraussetzung machen, dasz nähmlich eine bestimmte Energiemenge immer eine gleichgrosze primaire Aenderung zustandebringt. Mit Pringsheim kann man sich denken dasz diese primaire Aenderung direkt proportional ist mit der zugeführten Energiemenge. Wenn sich also ergibt, dasz eine selbe Energiemenge in langer Zeit zugeführt nicht mehr denselben Effekt hat als in kurzer Zeit indem doch die primairen Aenderungen ebensogrosz sind, würde man schlieszen müssen, dasz das durch Prozesse („Stimmungsprozesse") welche neben der Perzeption stattfinden verursacht wird.

Schon vor der Untersuchung Blaauws und Fröschels ist von Nathansohn[1]) und Pringsheim darauf hingewiesen worden, dasz die Stärke der Perzeptionsprozesse bestimmt wird durch die Energiemenge welche zugeführt wird. Sie waren dazu gekommen durch Resultate, welche sie bei intermittierender Lichtreizung erhalten hatten. Ihre Untersuchungen sind in diesem Augenblicke eine Stütze für die Energiehypothese[2]).

§ 38. Das Abklingen.

Es ist kein Zufall, dasz Nathansohn und Pringsheim bei ihrer Untersuchung mit intermittierenden Lichtreizen wohl die Energiehypothese gefunden haben, nicht aber zur Produktregel gekommen sind, die die Abhängigkeit des Effektes von der Reizstärke bestimmt. Mit groszer Wahr-

---

[1]) Nathansohn, A. und Pringsheim, E., Uber die Summation intermittierender Lichtreize. Jahrb. f. Wiss. Bot. Bd. 45. 1908.

[2]) Vergl. Hiley, W. E. On the Value of Different Degrees of Centrifugal Force as Geotropic Stimuli. Annals of Bot. Vol. XXVII, 1913.

scheinlichkeit kann man die Ursache davon suchen in der Vorstellung über den tropistischen Reaktionsprozesz welche diese Untersucher mit vielen anderen teilen. Hier ist insbesondere die Vorstellung wichtig, dasz eine Erregung welche unter dem Einflusse eines photo- oder geotropischen Reizes entstanden ist abklinge.

Pfeffer hat von einer Gegenreaktion gesprochen um anzugeben, dasz nach der Reizung die ursprüngliche Empfindlichkeit wieder erreicht wird. Dabei setzte er voraus, dasz bei einer Pflanze, welche schon gereizt worden ist, ein später kommender Reiz eine gröszere Stärke haben musz um eine Reaktion zu veranlassen als bei einer vorher nicht gereizten Pflanze. Die Rückkehr der ursprünglichen Empfindlichkeit kommt zustande durch das Abklingen der Erregung.

Nathansohn und Pringsheim haben hierüber sehr interessante Betrachtungen geliefert. Das wichtigste ist im folgenden zusammengefaszt worden (l. c. p. 171). „Insgesamt haben wir uns also den heliotropischen Reizvorgang als eine Kette von Erregungserscheinungen zu denken von denen jede den Reiz für die folgende darstellt. . . . , Damit ist aber die Reizkette noch nicht charakterisiert. Jedes einzelne ihrer Glieder löst nicht nur das folgende aus, das zur sichtbaren Reaktion, dem Ende der Kette führt, sondern noch ein zweites Glied die Gegenreaktion, welche das bestreben hat den auslösenden Erregungsvorgang zu beseitigen."

Von all diesen Prozessen ist nur das letzte Glied, der Krümmungsprozesz wahrnehmbar. Von diesem ist bekannt, dasz eine Krümmung wenn sie wenigstens nicht dadurch fixiert wird, dasz der gekrümmte Teil der Pflanze nicht mehr wächst, nach einiger Zeit zurückgeht. (Autotropismus, Rektipetalität).

Indirekt kann hieraus abgeleitet werden, dasz die bei der Perzeption induzierte Aenderung in diesem Augenblick

nicht mehr besteht, dasz also ein Abklingen stattgefunden haben musz.

Die Abklingprozesse, welche in dieser Untersuchung studiert worden sind, beruhten alle auf demselben Prinzip, dasz zwei Krümmungen einander weniger entgegenarbeiten je nachdem längere Zeit zwischen dem Anfang ihrer Induktionen verlaufen ist. Das ist verständlich wenn man in Anmerkung nimmt, dasz das Augenblick worauf die Induktion anfängt auch den Augenblick bestimmt worauf die Reaktion beginnt. Man hat hier also nicht den Prozesz den man Abklingen einer Erregung zu nennen gewohnt ist. Dabei müszte durch einen vorhergehenden Reiz eine Abnahme der Empfindlichkeit auftreten, sodasz ein später hinzukommender Reiz eine schwächere primaire Aenderung veranlassen würde. Diese geringere Empfindlichkeit könnte dann wieder verschwinden und dadurch der ursprüngliche Zustand wieder hergestellt werden. Über die Vorkommen eines dergleichen Prozesses sind bisjetzt noch keine Anweisungen gefunden worden. Bei Versuchen wobei während langer Zeit mit groszer Lichtstärke vorbeleuchtet wurde z. B. bei einer allseitigen Vorbeleuchtung von 4 Stunden mit einer Lichtstärke von 30 M.K. trat noch gar keine Abnahme der Möglichkeit um positive Krümmungen zu erzielen auf. Eine Ermüdung kommt nicht vor.

Beim Phototropismus sind überhaupt keine Beobachtungen bekannt, welche etwas lehren über das Abklingen der primairen Aenderung, die unter dem Einflusse der Reizung in der Pflanze entsteht. Darum is es erwünscht einige Untersuchungen, welche hierüber beim Geotropismus Material geliefert haben näher zu betrachten.

Zielinski[1]) hat angegeben wie er sich den Zusammenhang zwischen Erregung und Krümmungsstärke denkt.

[1]) Zielinski, T. Über die gegenseitige Abhängigkeit geotropischer Reizmomente. Zeitschr. f. Bot. Bd. 3. 1911.

Er stellt sich vor dasz ein geotropischer Reiz von der Dauer der Präsentationszeit eine Erregung veranlaszt, die in dem Augenblicke, wo die Reaktion anfängt d. h. also am Ende der Reaktionszeit sich noch auf einer gewisser Höhe befinden musz um eine Krümmungsreaktion auszulösen.

Die Erregung, welche am Ende der Präsentationszeit besteht, würde durch Abklingprozesse während der Reaktionszeit abnehmen.

Dasselbe Prinzip findet man in den Vorstellung Fittings[1]) und vieler anderen zurück. Die Krümmungsstärke würde also abhängig sein von der Erregung, die am Ende der Reaktionszeit besteht und diese würde durch den Einflusz der Abklingprozesse immer geringer sein als die ursprünglich induzierte. Eine grosze Schwierigkeit für diese Auffassung liegt in der Gültigkeit der Produktregel. Noch gröszer ist diese wenn man annimmt, dasz auch während der Beleuchtung ein Abklingen stattfindet.

Fitting hat bei der Erklärung seiner Resultate über die Gültigkeit der Sinusregel bei dem Geotropismus eben dieses Abklingen benutzt um verständlich zu machen, dasz ein Reiz von längerer Dauer stärker wirkt als einer von kürzerer Dauer auch wenn das Produkt $i \times t$ konstant ist. Er fand bei intermittierender Reizung in Winkeln von 90° und 15°, wobei die Reizdauer in diesen Lagen respektivisch 2 und 10 Minuten betragen muszte damit die Pflanzen sich nicht krümmten (Relaxationsindex 1 : 5), dasz die Sinusregel ein anderes Verhältnis der Reizzeiten erforderte. Er schrieb diese Abweichung dem Abklingen des kurzdauernden Reizes in der Lage von 90°, während der viel längeren Dauer der anderen Reizung zu. Er setzte dabei voraus dasz das Abklingen nur während der Ruhezeit stattfinde. Dieses Ergebnis ist erstens nicht in Ueberein-

---

[1]) Fitting, H. Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. f. Wiss. Bot. Bd. 41. 1905.

stimmung mit Fittings eigenen Versuchen, der ebenfalls bei Vicia faba bei intermittierender Zuführung eines Reizes von der Totaldauer der Präsentationszeit bei dem selben Verhältnis von Reiz zu Ruhezeit wie oben (1 : 5) keine Verlängerung der Präsentationszeit bekam obwohl diese hätte resultieren müssen wenn wirklich in der Ruheperiode ein Abklingen stattgefunden hätte. Zweitens ist es hypothetisch, dasz das Abklingen nur während der Ruheperiode stattfindet, wenn nicht gereizt wird. Darin weicht Fitting ab von Nathansohn und Pringsheim, die auf Grund von Resultaten welche sie bei intermittierender Lichtreizung erhalten hatten dazu schlieszen dasz das Abklingen während der Reizung und während der Ruheperiode auf dieselbe Weise stattfindet. Die Abweichung welche Fitting von der Sinusregel fand läszt sich also nicht durch Abklingen erklären und musz wahrscheinlich anderen Ursachen zugeschrieben werden (vergl. § 45 und Fräul. Risz[1].)

Fittings Untersuchung ist eigentlich die einzige, worin die Abklingsprozesse systematisch untersucht worden sind. Das von Ohno[2]) untersuchte Abklingen der Reaktionsprozesse unter abnormen Umständen kann auszer Betracht gelassen werden, da aus dieser Untersuchung keine Folgerungen zu ziehen sind über das Abklingen unter normalen Umständen.

Fitting hat mit Hilfe eines intermittierenden Klinostaten die Relaxationszeit für geotropische Reizung bestimmt. Er definiert diese als „die Zeitdauer, die nötig ist bis die durch eine Reizung von kürzerer Dauer als die Präsentationszeit ausgelösten und auf die Reaktion hinzielenden

---

[1]) Risz, M. M. Über den Einfluss allseitig und in der Längsrichtung wirkender Schwerkraft auf Wurzeln. Jahrb. f. Wiss. Bot. 1913.

[2]) Ohno, N. Über das Abklingen von geotropischen und heliotropischen Reizvorgängen. Bd. 45. 1908.

Vorgänge nach Beseitigung des Reizanlasses gerade so weit ausklingen, dasz bei intermittierender Wiederholung gleicher Reizungen eine geotropische Krümmung nicht mehr eintritt." Er fand, dasz das Verhältnis von Reizdauer zu Relaxationszeit von der absoluten Dauer dieser Zeiten unabhängig ist.

Zielinski hat darum vorgestellt dieses Verhältnis von Reizdauer zu Relaxationszeit Relaxationsindex zu nennen. Bei der Besprechung von Fittings Untersuchungen musz daran gedacht werden dasz die Produktregel damals noch unbekannt war. Da Fitting die Relaxationszeiten nur in der für die Schwerkraft optimalen Reizlage untersucht hat ist die Intensität der Kraft bei seinen Versuchen konstant. Dadurch ist die Präsentationszeit die Variable, wovon die Stärke des Krümmungsprozesses abhängig ist. Es wäre also besser unter Relaxationsindex nicht mit Zielinski zu verstehen das Verhältnis von Reizdauer und Relaxationszeit da in diesem Falle dieser Name nur Bedeutung haben würde bei Reizung mit Schwerkraft in der optimalen Reizlage, sondern das Verhältnis von dem Produkt von Intensität und Reizdauer zu der Relaxationszeit. Bei Lichtreizung ist das also das Verhältnis der zugeführten Energiemenge zu der Relaxationszeit. Zielinski hat darauf hingewiesen, dasz der Relaxationsindex gröszer gefunden wird wenn die Pflanzen sich in der Ruhezeit nicht in der vertikalen Lage befinden sondern wenn sie um die horizontale Achse eines Klinostaten rotieren. Fräul. Risz hat das bestätigt; sie hat gezeigt, dasz die Kraft welche in der vertikalen Ruhelage in der Längsrichtung wirkt eine hemmende Wirkung auf die einseitige tropistische Reizung ausübt. Fitting hat gefunden dasz bei einer intermittierenden Reizung (Verhältnis 1 : 6) wobei die optimale Reizlage und die vertikale Ruhelage (90° und 0°) kombiniert werden die Totaldauer der Reizzeiten unter diesen Umständen

länger sein musz als die Präsentationszeit bei ununterbrochener Reizung beträgt. Daraus darf man nun nicht zu einem ziemlich schnellen Abklingen schlieszen, da ein ganz anderer Resultat erhalten sein würde, wenn nicht in den Ruhezeiten die Kraft, die in der Längsrichtung wirkt dem Zustandekommen einer Krümmung entgegengearbeitet hätte.

Es ist also nicht gestattet aus den Versuchen Fittings zu einem schnellen Abklingen das mit der Gültigkeit der Produktregel nicht zu vereinigen wäre zu schlieszen. Vielmehr geht es auch aus Beobachtungen Fittings selbst hervor, dasz sehr kleine Unregelmäszigkeiten bei der Drehung auf dem Klinostaten sich summieren können. Van Harreveld[1]) fand, dasz selbst äuszerst winzige Reizungen allmählig zu einer Krümmung Veranlassung geben. Darum ist es auch schwierig zu entscheiden ob die von Zielinski angegebenen Zahlen für den Relaxationsindex Wert haben. Es läszt sich denken, dasz wenn die Versuchen nur genügend lange fortgesetzt werden ein noch gröszerer Index gefunden werden könnte.

Maillefer[2]) hat zu zeigen versucht dasz jede geotropische Induktion eine Krümmung zu Folge hat. Wenn das wirklich richtig wäre, würde daraus folgen dasz man bei der Untersuchung dieser Relaxationserscheinungen eigentlich untersucht, wie lange Zeit zwischen zwei Induktionen verlaufen musz damit die Krümmungen sich noch zu einem makroskopisch wahrnehmbaren Effekt summieren können.

Pringsheim hat auch den Widerstreit gesehen, der gelegen ist in der sehr groszen Gültigkeit der Produktregel

[1]) Van Harreveld, Ph. Die Unzulänglichkeit der heutigen Klinostaten für reizphysiologische Untersuchungen. Recueil des trav. Bot. Neérlandais Vol. III. 1906.

[2]) Maillefer, A. Nouvelle étude experimentale sur le géotropisme. Bull. Soc. Vaudoise Vol. XLVIII, 1912.

und dem Abklingen das den Effekt vermindern musz. Er findet die wahrscheinlichtste Erklärung der Produktregel „dasz der physiologische Effekt proportional mit jedem der zwei Faktoren (Zeit und Intensität) anwächst. Wenn nun die Erregung bis zu einer bestimmten Grenze proportional mit der Zeit zunimmt dann musz bei einem Reiz von der Dauer der Präsentationszeit die Gegenreaktion nicht in Anmerkung kommen. Die Erregung kann aber nicht andauernd geradlinig steigen, weil sonst ein Reiz von noch so geringer Intensität schlieszlich die maximale Reaktion hervorrufen müszte, was er erfahrungsgemäsz nicht tut. (2. Mitteil p. 456) Vielmehr entspricht jedem auch dem schwächsten Reizanlasse eine gewisse nicht überschreitbare und daher früher oder später konstant werdende Erregungshöhe, sodasz wir also nicht um die Forderung herum können, dasz die Gegenreaktion sofort erwachen müsse." Aus diesem Zitat ersieht man, dasz Pringsheim meint dasz nur wenn das Abklingen sehr langsam stattfinde die Produktregel zu verstehen sei. Aus seiner Auseinandersetzung geht hervor, dasz er ein Abklingen insbesondere darum annimmt da zu einer bestimmten Intensität eine bestimmte Erregungshöhe gehört. Es ist aber nicht ganz deutlich auf welchen Beobachtungen diese Auffassung sich gründet. Auch in der Untersuchung Nathansohns und Pringsheims wird angenommen, dasz zu jeder Intensität eine bestimmte Erregungshöhe gehört (l. c. p. 171). Hier wird als Beweis angeführt, dasz Pflanzen welche von der Seite beleuchtet werden sich in einen bestimmten Winkel mit der Richtung des Lichtes stellen. Dieser Grenzwinkel würde durch die kombinierte Wirkung der Schwerkraft und des Lichtes bestimmt werden. Solange aber nicht bewiesen ist, dasz bei Reizung mit der Schwerkraft die Erregung eine konstante Höhe erreicht, scheint es nicht gestattet Nathansohn und Pringsheim zu folgen und aus dem Konstantbleiben

des Abweichungswinkels bei der Zusammenwirkung von Schwerkraft und Licht etwas abzuleiten über das Erreichen einer konstanten phototropischen Erregungshöhe. Man könnte sich vielleicht auch vorstellen dasz die Stärke welche die Krümmung erreicht wenn die Schwerkraft ihr nicht entgegenarbeitet einen Beweis für das Erreichen einer konstanten Erregungshöhe liefern könnte. Es zeigt sich aber, dasz auch dies nicht der Fall ist. Bei Schwerkraftreizung hat schon Fr. Darwin[1]) gefunden dasz die Krümmung dauernd an Stärke zunimmt. Er fixierte die Spitze eines Keimlinges von Setaria in horizontaler Lage so dasz dieser empfindliche Teil fortdauernd gereizt wurde und eine immer gröszer werdende Krümmung der basalen Zonen verursachte. Auch bei dem Phototropismus zeigt es sich möglich, dasz mit der Dauer der Reizung die Krümmung fortwährend an Stärke zunimmt. Man findet hierüber einzelne Data in Teil I § 17 indem die Fig. 4 auf Tafel I einen Avenakeimling vorstellt der 45 Minuten gereizt worden ist und sich auf dem Klinostaten so stark gekrümmt hat dasz er fast einen Kreis formt. Aus diesen Versuchen kann über die Stärke der Erregung nichts abgeleitet werden. Ein Beweis für oder gegen die Hypothese dasz die Erregung für jede Intensität eine konstante Höhe erreicht, ist also nicht zu finden. Damit entsinkt der Forderung Pringsheims der Grund dasz ein Abklingen stattfinden müsze.

Aus den obigen Betrachtungen ergibt sich, dasz bisher keine Tatsachen bekannt sind über das Abklingen der Erregung die unter dem Einflusse eines geo- oder phototropischen Reizes entstanden ist. Mit Sicherheit ist von der Aenderung, welche in der Pflanze zu Folge der Reizung stattgefunden hat nur zu sagen, dasz sie nicht unverändert bestehen

[1]) Darwin, Fr. Annals of Bot. 13. 1899.

bleibt. Das geht z. B. hieraus hervor, dasz bei einem Reize der länger als 25 Minuten dauert keine Summation der primairen Aenderungen zu einer negativen Krümmung mehr stattfinden kann. Wie schon besprochen ist wird das wahrscheinlich dadurch verursacht, dasz die Krümmung nach etwa derselben Zeit stärker auftritt. In diesem Falle verschwindet wohl die primaire Aenderung doch nicht ohne einen Effekt verursacht zu haben. Dieses Verschwinden der Excitation ist denn auch nicht im Streit mit der Möglichkeit, dasz äuszerst schwache Reize sich nach einiger Zeit in einer Krümmung äuszern können. Es ist fraglich ob es wirklich ein Abklingen in dem Sinne gibt dasz die primaire Excitation verschwindet ohne zu dem Effekt mitgewirkt zu haben. (Siehe die Zusammenfassung).

§ 39. Webersches Gesetz.

Man hat sich vielfach die Frage gestellt ob auch bei Pflanzen eine ähnliche Beziehung zwischen Reiz und Reaktion zu finden sei als beim Menschen zwischen Reiz und Empfinding. Von mehreren Seiten ist dagegen Einwand erhoben worden, dasz man auf diese Weise die Gültigkeit eines psychischen Gesetzes zu finden versuchte damit man auch bei den Pflanzen von einer Empfindung reden könnte. Dagegen ist darauf hingewiesen worden dasz das Webersche Gesetz bei den Pflanzen eine rein physiologische Bedeutung haben kann. Massart[1]) hat versucht es bei phototropischer Reizung von Sporangienträger von Phycomyces zurück zu finden. Nathansohn, Pringsheim und Blaauw haben bezweifelt ob seine Folgerungen gestattet sind.

[1]) Massart, J. Recherches sur les organismes inférieures. La loi de Weber verifiée pour l'héliotropisme du champignon.
Bull. de l'Acad. roy. de Belgique. 1888 (3 sér. Bd. 16.)

Auf Grund der Versuche welche in § 25 über gleichzeitige Beleuchtung von zwei entgegengesetzten Seiten mitgeteilt worden sind, kann festgestellt werden dasz eine Pflanze zwei gleichzeitige Reize von entgegengesetzten Seiten jeden für sich perzipiert. Die Vorstellung, dasz ein Avenakeimling nur den Unterschied oder das Verhältnis der Reize empfinden würde ist ungegründet. Wenn man hier einmal die Beziehung welche das Webersche Gesetz fordert finden sollte dann könnte man mit Sicherheit sagen, dasz die Beziehung hier durch die einander entgegenarbeitenden Krümmungsprozesse bestimmt wird. Die hier mitgeteilten Data liefern kein genügendes Material über die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes bei diesen zweiseitigen Beleuchtungen ein Urteil auszusprechen.

§ 40. Stimmung.

Es ist erwünscht hier kurz zusammenzufassen, was diese Untersuchungen über das Stimmungsproblem Neues gebracht haben. Man hat sich gewöhnt von der Lichtstimmung einer Pflanze zu reden, wenn die Weise worauf eine Pflanze auf einen Reiz antwortet durch den Einflusz den ein vorhergehender Reiz ausgeübt hat geändert wird. Im experimentellen Teile ist so viel wie möglich vermieden worden das Wort Stimmung zu benutzen, da die Unbestimmtheit dieses Ausdrucks leicht zu Verwirrung Veranlassung geben kann. Pfeffer hat sie ganz allgemein definiert als die jeweilige Receptions- und Actionsfähigkeit.

Es hat sich nun gezeigt, dasz die Reaktion eines Avenakoleoptyls als die Resultante einer groszen Anzahl selbständig perzipierender und mehr oder weniger unabhängig von einander reagierender Teile aufgefaszt werden musz. Da nun Perzeption und Reaktion dieser Teile jede für sich durch verschiedene Umstände beeinfluszt werden kann und auch die Teilreaktionen einander mehr oder weniger

entgegenwirken können, hat man zwei Erscheinungen von einander zu scheiden.

Eine zeigt sich ins besondere bei mehrseitigen Beleuchtungen und beruht auf der Zusammenwirkung verschiedener Reaktionsprozesse, wobei die entgegengesetzt gerichteten Krümmungsneigungen das Zustandekommen von Krümmungen zu verhindern versuchen. Wenn man in diesem Falle von einer Stimmungsänderung einer vorbeleuchteten Pflanze spricht, so musz man sich Rechenschaft geben dasz unter Stimmung nicht verstanden wird eine Empfindlichkeitszustand der in dem ganzen Organ auf dieselbe Weise anwesend zu sein braucht. Darum ist es auch nicht erwünscht in diesem Falle von einer hoch oder niedrig gestimmten Pflanze zu reden.

Pringsheim versteht unter Stimmung „den inneren Zustand, der die Lage der Cardinalpunkte bei einer Pflanzenart bestimmt": Cardinalpunkte sind nach ihm die Schwelle, das Optimum, die Indifferenzzone und die negative Schwelle. Einen derartigen Stimmungsprozesz die sich also auf die Perzeption oder Reaktion jeder Teilreaktion bezieht meint Pringsheim in der Erscheinung gefunden zu haben, dasz nach fortgesetzter Beleuchtung nicht mehr eine negative sondern eine sogenannte zweite positive Krümmung auftritt. In § 37 ist eine ausführliche Auseinandersetzung der Data zu finden welche diese Untersuchung sowohl bei einseitigen als bei mehrseitigen Beleuchtungen geliefert hat. Die Erklärung, die Blaauw für diese Erscheinung gegeben hat, ist mit Recht von Pringsheim (3. Mitteilung) bestritten worden. Es ist aber in diesem Augenblicke nicht möglich diese Erscheinung genauer zu analysieren. Schon in § 37 ist darauf hingewiesen worden, dasz es in Bezug auf diesen Stimmungsprozesz noch unbekannt ist ob er eine Verminderung des Perzeptionsvermögens oder eine Aenderung in den späteren Stadien des Reaktionsprozesses verursacht.

§ 41. Die negative Krümmung.

Von zahlreichen Untersuchern sind negative Krümmungen konstatiert worden. N. J. C. Müller [1]) hat zuerst die Hypothese ausgesprochen, dasz bei jeder Pflanze positive und negative Krümmungen zu erzielen seien. Das hat sich immer mehr bestätigt. Oltmanns [2]), Figdor [3]), Blaauw, Vouk [4]) und Clark zeigten das für verschiedene Pflanzen. Aus den hier mitgeteilten Versuchen mit zweiseitiger Beleuchtung kann man ableiten, dasz eine negative Krümmung etwas ganz anderes ist als eine positive, denn es ist nicht möglich dasz eine negative Krümmung sich einfach mit einer positiven der entgegengesetzten Seite zu einem stärkeren Effekt summiert. Merkwürdig ist die in § 13 beschriebene Erscheinung, dasz in Folge einer einseitigen Beleuchtung von bestimmter Stärke eine negative Krümmung nach einer positiven auftritt. Es wäre nämlich bemerkenswert, dasz eine positive und eine negative Reaktion durch einselbes Organ zu gleicher Zeit perzipiert wird. Wenn auch diese Möglichkeit nicht auszuschlieszen ist, so kann dennoch in Erinnerung gebracht werden, dasz man sich davon auch eine andere Vorstellung machen kann.

Es läszt sich denken, dasz die Pflanze nicht überall gleich stark gereizt wird, da einige Teile weniger empfindlich sind, oder unter ungünstigen Verhältnissen beleuchtet werden. So werden die an der Seite gelegenen Teile und der schräg nach oben zulaufende Teil der Spitze

[1]) Müller, N. J. C. Botan. Unters. Leipzig. 1877.

[2]) Oltmanns, F. Ueber positiven und negativen Heliotropismus. Flora Vol. 83. 1897.

[3]) Figdor, W. Experimentelle Studien über die heliotropische Empfindlichkeit der Pflanzen. Wiesner Festschrift. 1908.

[4]) Vouk, V. Zur Kenntnis des Phototropismus der Wurzeln. Sitz. ber. Ak. Wien M. N. Kl. Bd. 121. 1912.

unter einem kleineren Winkel als 90° gereizt werden. Nach dem Sinusgesetze werden sie weniger Licht empfangen als die Teile, welche unter einem Winkel von 90° getroffen werden. Von diesen Teilen werden die stärkst beleuchteten eine negative, die schwächer gereizten eine positive Reaktion veranlassen können. Durch ihre Zusammenwirkung kommt eine positive Krümmung zustande, welcher eine negative entgegenarbeitet, die sie zum Schlusz überwindet. Da es sich gezeigt hat dasz ein Koleoptyl nicht einheitlich den Reiz perzipiert, kann gegen diese letzte Vorstellung kein prinzipieller Einwand erhoben werden. Vielleicht wird es durch Beleuchtung eines kleinen Zellcomplexes oder eines einzelligen Organes möglich sein zu entscheiden ob wenigstens die Reaktion einer einzigen Zelle einheitlich ist oder ob auch hier eine positive und eine negative Reaktion zu gleicher Zeit entstehen können, wovon jede sich in einer Krümmung äuszert.

§ 42. Die Reizschwelle.

Bei der Untersuchung reizphysiologischer Reaktionen hat man sich gewöhnt Schwellenbestimmungen auszuführen. Wenn die Reaktion, wie bei den hier untersuchten phototropischen Prozessen von der Energiemenge abhängig ist, dann könnte man einen Unterschied machen zwischen einer Schwelle für die Energiemenge, einer für die Lichtintensität und einer für die Reizzeit. Es musz aber erst untersucht werden ob Veranlassung vorliegt diese Schwellenwerte einzuführen.

Fitting hat die Zeitschwelle untersucht. Er versuchte für einen geotropischen Reiz die Perzeptionszeit festzustellen. Diese definierte er als „diejenige minimale Zeitdauer, die dazu erforderlich ist, damit die Pflanze einen Reizanlasz perzipiert." Es ist ihm nicht gelungen diese Zeitschwelle bei intermittierender Reizung zu bestimmen. Nathansohn,

Pringsheim und Blaauw finden das Bestehen einer Zeitschwelle fraglich. Blaauw äuszert sich sehr entschieden „einen absolute Zeit oder Intensitätsschwelle ist nicht ze erwarten". Experimentell hat Fröschel festgestellt, dasz bei einer Reizdauer von 1/2000 Sekunde ein phototropischer Reiz perzipiert wird, und es ist nicht einzusehen warum diese Zeit nicht willkürlich abgekürzt werden könnte.

Viele Untersucher haben versucht die phototropische Intensitätsschwelle zu bestimmen. Aus den Beobachtungen Wiesners, Figdors, Oltmanns', v. Guttenbergs und Richters [1]) geht hervor bei welchen äuszerst schwachen Intensitäten noch eine phototropische Krümmung zu erhalten ist. Experimentell ist es auch hier nicht gelungen die Schwelle zu bestimmen, da das Zustandekommen eines Effektes sehr abhängig von allen Umständen sein wird, welche Einflusz haben auf die Stärke der Perzeption wie die Temperatur und die Reinheit der Luft. Es musz auszerdem noch von Einflusz sein ob die Pflanzen auf einem Klinostaten der Gegenwirkung der Schwerkraft entzogen sind oder dasz der Krümmung vom Anfange an entgegengearbeitet wird, wie lange die Beleuchtung fortgesetzt wird und wie schwach die Krümmungen sind welche wahrgenommen werden.

Das schwierigste Problem ist die Frage ob man eine Energieschwelle annehmen soll. Vorausgesetzt musz werden, dasz für das Auge ein Schwellenwert für die kleinste wahrnehmbare Krümmung besteht. Es ist aber die Frage ob auch für die Pflanze eine dergleiche Schwelle besteht. Im experimentellen Teile dieser Untersuchung (§ 12) ist schon darauf hingewiesen worden, dasz es nicht möglich ist die Energiemenge festzustellen, wo zuerst eine Krüm-

---

[1]) Richter, O. Beispiele ausserordentlicher Empfindlichkeit der Pflanzen. Wien. 1912.

Richter, O. Ueber die Steigerung der heliotropischen Empfindlichkeit von Keimlingen durch Narkotika. Sitz. ber. Ak Wien. Bd. 121, 1912.

mung auftritt, da nie die Sicherheit besteht, dasz sich ein Reiz nicht in einer Reaktion äuszert. Die Frage, welche der kleinste Reiz ist der noch eine Reaktion veranlaszt, kann nicht mit Frucht studiert werden da diese Schwellenwerte jedenfalls experimentell nicht bestimmt werden können. Darum ist es ein rein theoretisches Problem ob dergleichen Schwellen bestehen. Da aber über die Prozesse, welche nach der Perzeption stattfinden, noch gar nichts bekannt ist und es nicht ausgeschlossen werden kann, dasz schon das erste Glied der Kette derselbe Prozesz ist der sich auch in einer Krümmung äuszert, ist es vorsichtiger über die theoretische Möglichkeit des Bestehens von Schwellenwerten auf diesem Augenblicke kein Urteil auszusprechen [1]).

§ 43. Die Präsentationszeit.

Der von Czapek in die botanische Reizphysiologie eingeführte Begriff Präsentationszeit hat schon zu vielen Schwierigkeiten Veranlassung gegeben. Anfangs von ihm definiert als „die kleinste Reizungsdauer, welche noch eine Reflexsbewegung erzeugt" ist die Definition von Pfeffer genauer gestellt als „die Zeitdauer, welche nötig ist um eine Erregung zu induciren, die nach der Sistirung des Reizes eine eben merkliche Nachwirkungsbewegung zur Folge hat."

Fitting hat darauf hingewiesen, dasz die Präsentationszeit nicht die Reizzeit ist, welche bis zu der Auslösung der Prozesse, welche zur Reaktion führen, verlaufen musz. Diese fangen nach ihm schon beim Beginn der Reizung an. Seine Definition, welche das Wesen des Präsenta-

---

[1]) Unter den Physikern besteht eine Strömung, welche eine Diskontinuität der Energie annimmt und auf Grund dessen zu dem Bestehen von Schwellenwerten schlieszen musz. Es besteht aber geringe Aussicht dasz diese Werte jemals für Reaktionen bei Pflanzen bestimmt werden können.

tionszeit geben sollte ist „die Zeit, während deren ein Reizanlasz wirksam sein musz damit die ausgelösten reaktiven Vorgänge nicht innerhalb der Reaktionszeit für die Krümmung so weit ausklingen, dasz eine sichtbare Krümmung unterbleibt." Durch die Untersuchungen Blaauws und Fröschels bekam die Präsentationszeit eine ganz andere Bedeutung. Nach ihnen ist sie der Zeitfaktor der Energiemenge, die eine eben sichtbare Krümmung veranlaszt.

Unter diesem Einflusse hat Fitting[1]) seine Definition verbessert und sagt nun von der Präsentationszeit, dasz „sie die Reizstärke bestimmt, die erforderlich ist um die Intensität der Perzeptionsvorgänge auf solche Höhe zu bringen, dasz sie die unsichtbaren Vorläufer der Krümmung bis zur Weckung der sichtbaren Krümmung erstärken lassen."

Nach Fitting gehört also die Präsentationszeit zu der Schwelle. Im vorigen Paragrafen hat es sich gezeigt, dasz die Energieschwelle ein theoretischer Begriff ist, der experimentell nicht zu bestimmen ist. Hierum is aber auch die Bestimmung der Präsentationszeit experimentell unmöglich. Was man immer getan hat, ist von einem Reiz von bestimmter Grösze bestimmen wie lange er dauern musz um eine Reaktion zu bekommen, die so grosz ist, dasz man sie makroskopisch eben wahrnehmen kann.

Es versteht sich, dasz auf diese Weise nicht die Präsentationszeit bestimmt wird. Das geht auch hieraus hervor dasz verschiedene Untersucher für die Präsentationszeit bei Schwerkraftreizung ganz verschiedene Werte gefunden haben. Das wird natürlich dadurch verursacht dasz der eine noch eine schwächere Krümmung makroskopisch wahrnehmen kann als der andere. Es würde am besten sein, dasz man das Wort Präsentationszeit nicht weiter benutzte. Man wäre dann gezwun-

---

[1]) Fitting, H. Tropismen, Handwörterbuch der Naturwissenschaften

gen, wie es auch hier stattgefunden hat, anzugeben mit welcher Krümmungsstärke man arbeitet. Auf diese Weise wird eine viel gröszere Uebereinstimmung zwischen den verschiedenen Untersuchungen erreicht werden können.

§ 44. Die Reaktionszeit.

Im Abschnitt I ist darauf hingewiesen worden, dasz der Krümmungsprozesz mit Hilfe eines Mikroskopes früher beobachtet werden kann als bei makroskopischer Wahrnehmung. Auch Pringsheim (2 Mitt. p. 449) hat gefunden, dasz eine phototropische Krümmung bei gewöhnlicher Beobachtungsweise nach etwa 90 Minuten, bei der mit Mikroskop schon nach etwa 25—40 Minuten sichtbar wird. Die hier mitgeteilten Werte sind alle relativ kleiner als die seinigen. Die Verkürzung war von 30 auf 15 bis 20 Minuten. In Uebereinstimmung damit ist auch von andere Untersuchern u. a. Bach [1]), Polowzow [2]), Maillefer gefunden worden, dasz auch bei geotropischen Krümmungen eine Abkürzung der sogenannten Reaktionszeit erreicht werden kann, wenn mit einem Mikroskop beobachtet wird. Es ist nicht wunderbar, dasz wenn man die gebräuchliche Definition der Reaktionszeit nimmt als die Zeit, die verläuft vom Beginne der Perzeption bis zum Anfang der Krümmung, man nicht weisz wie man sie bestimmen soll und welchen Wert man auf sie zu legen hat.

Der Zweck der im Abschnitt I mitgeteilten Untersuchungen war den Begriff Reaktionszeit näher zu untersuchen. Nachdem es sich gezeigt hatte, dasz die Zeit,

---

[1]) Bach. H. Ueber die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen Auszenbedingungen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 44, 1907.

[2]) Polowzow, W. Untersuchungen über Reizerscheinungen bei den Pflanzen. 1909.

welche man sich als Reaktionszeit zu bestimmen gewöhnt hatte, jedenfalls gröszer war als die Reaktionszeit, da die Krümmung schon früher anfängt, ist untersucht worden welchen Wert man dennoch auf die früheren Bestimmungen legen konnte. Dadurch dasz es gelungen ist zu zeigen dasz der ganze Krümmungsverlauf abhängig ist von der Energiemenge womit gereizt worden ist, konnte festgestellt werden, dasz wenn auch die Reaktionszeit, die viele Untersucher bestimmt hatten, nicht die gewünschte Latenzzeit war, es doch vollkommen gestattet war aus diesen Werten Folgerungen zu ziehen über die Stärke der Perzeptionsprozesse. Jede Krümmungszeit welche zu einer Krümmung von bestimmter Stärke gehört kann unter gewissen Bedingungen als Maszstab für die Stärke der Reaktion benutzt werden.

Will man also aus experimentellen Gründen die Krümmungszeit, welche zu einer Krümmung gehört welche eben makroskopisch wahrnehmbar ist als Maszstab benutzen, so kann hiergegen kein Einwand erhoben werden. Diese Krümmungszeit ist sicher gröszer als die Latenzzeit oder theoretische Reaktionszeit und ist darum hier zur Unterscheidung experimentelle Reaktionszeit genannt worden. Die Bestimmung der theoretischen Reaktionszeit hat sich als unmöglich herausgestellt. Es ist nicht möglich festzustellen ob eine Pflanze noch gar nicht gekrümmt ist. Natürlich kann man sich hierüber theoretische Auffassungen bilden. Tröndle [1]) meint, dasz bei einer geotropischen Reizung die Reaktion an der äuszersten Spitze augenblicklich anfange. Auch Maillefer und Polowzow nehmen

[1]) Tröndle, A. Der zeitliche Verlauf der geotropischen Reaktion und die Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Koleoptile. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 52. 1913.

einen direkten Anfang der Krümmung an. Es wird ganz von den Vorstellungen abhängig sein, welche man sich über die Perzeptionsprozesse geformt hat, ob man eine kürzere oder längere Latenzzeit annimmt oder sie ganz verneinen will. In Ermangelung experimenteller Tatsachen wird hier kein Urteil darüber gegeben werden. Sicher ist es aber nicht empfehlenswert erst anzunehmen dasz duktorische Prozesse stattfinden und daraus wieder zu beweisen, dasz es eine Latenzzeit geben musz wie Fitting das getan hat. Blaauw hat schon die Frage aufgeworfen ob der Augenblick, worauf die Krümmung makroskopisch sichtbar wird, eine besondere Bedeutung hat. Für diese Auffassung spricht viel. Die Krümmung nimmt von diesem Augenblicke ab schneller in Stärke zu. In § 3 ist darauf hingewiesen worden, dasz es wahrscheinlich dadurch verursacht wird dasz die mehr basal gelegenen Zonen an der Krümmung teilzunehmen anfangen. Bei phototropischen Krümmungen ist es durch Spitzenbeleuchtung möglich einen scharfen Unterschied zu machen zwischen der Krümmung, die im beleuchteten Teile selbst auftritt und der welche durch Reizleitung zu stande kommt. Es ist die Krümmung, die auf diese letzte Weise entstanden ist, die den starken Krümmungseffekt zu stande bringt. Bei der Besprechung der Gültigkeit der Produktregel für die negative Krümmung ist darauf hingewiesen worden, dasz die induzierten Excitationen sich noch während langer Zeit summieren können, doch dasz das nicht mehr genau stattfindet bei Reizzeiten welche länger als etwa 25 Minuten sind. Vielleicht kann Zusammenhang zwischen dem nicht mehr Summieren und der nach derselben Zeit stärker auftretenden Krümmung bestehen (vergl. § 37 und § 38).

Tröndle[1]) hat die Hypothese verteidigt, dasz es eine

[1]) Tröndle, A. Ueber die geotropische Reactionszeit. Ber. D. Bot. Ges. Bd. 31. 1913.

konstante Latenzzeit gebe. Diese Latenzzeit würde der Zeitverlauf sein vom Augenblicke worauf die Schwelle erreicht ist bis zum Augenblicke worauf die Reaktion anfängt. Er stimmt hierin nicht überein mit Fitting, A. Paal und vielen anderen die auf Grund ihrer Beobachtungen ein Ineinanderschieben der perzeptorischen und duktorischen Prozesse annehmen. Um die Bedeutung dieser Vorstellung Tröndles untersuchen zu können ist es nötig erst die Data über die Reaktionszeit näher zu betrachten.

Bei den im Abschnitt I § 11 mitgeteilten Beobachtungen ist eine merkwürdige Abhängigkeit der experimentellen Reaktionszeit von der Stärke des Reizes ans Licht gekommen. Es erwies sich, dasz die Reaktionszeit bei dem Phototropismus für schwache Reize viel länger ist als für starke. Man hat bei diesen Ergebnissen daran zu denken, dasz die Lichtmengen in kurzer Zeit zugeführt waren, sodasz diese Verlängerung der Reaktionszeit nur von der Grösze des Reizes abhängig ist. Verlängerungen der Reaktionszeit sind in der Literatur wiederholt konstatiert worden, sie können aber durch verschiedene Ursachen hervorgerufen werden, worauf man nicht immer geachtet hat.

Man musz drei verschiedene Weisen von Reizung unterscheiden.

1°. die Energiemenge wird in kurzer Zeit zugeführt und man bestimmt, wie die Reaktionszeit von der Energiemenge abhängig ist. In diesem Falle ist Energie (Produkt von Intensität und Reizdauer) nicht konstant, die Reizdauer ist sehr kurz und konstant. Dieser Fall ist in § 11 für den Phototropismus untersucht und man hat die starke Abhängigkeit der Reaktionszeit von der Energiemenge gefunden.

2°. man untersucht die Abhängigkeit der Reaktionszeit von der Reizdauer wenn mit konstanter Energiemenge

gereizt wird. In diesem Falle ist also Energie konstant, aber ihre Zusammensetzung wechselnd (Reizdauer nicht konstant). Hierüber bestehen bei dem Phototropismus keine Data. Für Zentrifugalkraft haben Bach und Frau Rutten—Pekelharing gefunden, dasz je nachdem die Intensität schwächer ist und die Reizdauer zunimmt die Reaktionszeit verlängert wird. Die Intensität ist in diesem Falle wie ein „limiting factor" für das Zustandekommen der Krümmung.

3⁰. man bestimmt die Verlängerung der Reaktionszeit, wenn mit verschiedenen Intensitäten fortdauernd gereizt wird. In diesem Falle ist die Energiemenge nicht konstant, ebensowenig die Weise worauf sie zusammengesetzt ist. (Reizdauer nicht konstant). Das ist der Fall, den Tröndle [1]) besprochen hat. Bei Fitting [2]) findet man ein Kritik über die Tröndlesche Untersuchung. In einer neuen Mitteilung versucht Tröndle [3]) seine frühere Auffassung für Reizung mit Zentrifugalkraft experimentell zu beweisen.

Er hat die Formel aufgestellt $i(t - k) =$ konstant; hierin bedeutet i die Intensität des Reizes, t die Zeit der Reizung bis zu dem Auftreten der Reaktion und k eine Konstante, die Latenzzeit.

Seine Formel beruht auf der Voraussetzung, dasz die Reaktionszeit bei fortdauernder Reizung ebenso lang ist wie bei Reizung während des Schwellenwertes. Das ist sicher nicht richtig für den Phototropismus. Die Reaktionszeit für den Schwellenwert d. h. für die kleinste wahrgenommene Krümmung beträgt hier etwa 100 bis 120 Minuten. Bei fortdauernder Reizung kann diese zu 25 bis 30 Minuten abgekürzt werden. Ein konstanter Faktor

[1]) Tröndle, A. Der Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 48. 1910.

[2]) Fitting, H. Tropismen. Handwörterbuch der Naturw.

[3]) Tröndle, A. Ber. D. Bot. Ges. Bd. 31. 1913.

k, eine konstante Latenzzeit besteht hier also nicht. Tröndles Formel kann hier also nicht richtig sein.

Es können hier einzelne Zahlen mitgeteilt werden, die beim Hafer bei Schwerkraftreizung erhalten sind. Bei diesen Versuchen, welche mit einem anderen Zwecke stattgefunden haben, ist nicht die Reaktionszeit bestimmt worden, sondern die Stärke der Krümmung 30 Minuten nach dem Anfange der Reizung. Tröndle fand für die Reaktionszeit 34,187 Minuten.

Die Stärke der Krümmung ist bestimmt worden mit einer Millimeterteilung indem die horizontale Abweichung auf 1/4 mM. geschätzt wurde. Temp. 23° C.

Reizdauer.	Krümmungsstärke. nach 30 Min.	Anzahl Pflanzen.
4 Min.	0,32 mM.	161
$4\frac{1}{2}$ Min.	0,37 „	109
5 Min.	0,39 „	165
6 Min.	0,46 „	62

Nach 30 Minuten war also die mittlere Stärke der erreichten Krümmung abhängig von der Stärke des Reizes. Daraus folgt, dasz die durch einen stärkeren Reiz verursachte Krümmung schon nach 30 Minuten stärker ist.

Das heiszt, dasz für die schwächste wahrnehmbare Krümmungsstärke noch ein Unterschied in der Reaktionszeit bestehen musz.

Diese Beobachtungen sind nicht im Widerstreit mit der Vorstellung Tröndles dasz eine konstante Latenzzeit verlaufen müsse. Sie zeigen nur dasz so lange man mit Krümmungen von gewisser Stärke arbeitet eine Abhängigkeit der Krümmungszeit von der Stärke des Reizes gefunden werden musz. Das erklärt die Beobachtung Rutgers', dasz die Reaktionszeit bei Reizung während

der Präsentationszeit länger ist als bei Reizung von längerer Dauer. (l. c. p. 97). Als Beschwerde könnte man gegen Tröndles Untersuchung anführen, dasz obwohl er mit einer Krümmung gewisser Stärke gearbeitet hat er nicht angibt wie stark sie war. Auch bei der Bestimmung von Reaktionszeiten musz das immer mitgeteilt werden, da es unmöglich ist mit der reinen Latenzzeit zu arbeiten. Da seine Resultate mit der von vielen Untersuchern verteidigten Auffassung im Widerstreit ist, dasz die Prozesse, welche zu einer Krümmung führen schon durch eine schwächere Reizung als die der Energieschwelle ausgelöst würden, ist es noch nicht möglich sich ein Urteil zu formen über die Bedeutung seiner Formel bei Reizung mit Zentrifugalkraft. Für den Phototropismus hat die Tröndlesche Formel keinen Wert. Viele Untersucher haben darauf hingewiesen, dasz die Reaktionszeit ein sehr schlechter Maszstab ist, wenn man untersuchen will, wie der normal verlaufende Reizvorgang durch verschiedene Umstände beeinfluszt wird. Diese Beschwerden beruhen teils darauf, dasz die Reaktionszeit so variabel und schwierig genau zu bestimmen ist, aber auch darauf, dasz sie in so geringem Masze abhängig ist von der Stärke des Reizes. Wenn man Aenderungen der Reaktionszeit studieren will, musz man insbesondere Rechnung tragen mit den drei obengenannten Fällen wodurch eine Verlängerung der Reaktionszeit veranlaszt werden kann. Bei vergleichenden Versuchen wird man immer dafür sorgen müssen, dasz die Verlängerung nicht durch die längere Reizdauer verursacht wird. Damit hat man nicht immer genügend Rechnung getragen. So ist z. B. die Verlängerung der Reaktionszeit die Rutgers bei sehr tiefen Temperaturen fand ohne Zweifel für einen Teil durch die Verlängerung der Reizdauer verursacht. (vergl. auch Bach). Nur wenn der Reiz in kurzer Zeit zugeführt wird kann man aus einer verlängerten Reaktionszeit etwas über

Aenderungen die in der Pflanze unter dem Einflusse sehr hoher Temperatur oder verdünnter Luft stattgefunden haben ableiten. (vergl. A. Paal[1])).

Bei dem Phototropismus würde für das Bestimmen des Einflusses äuszerer Umstände auf dem Perzeptionsprozesse die experimentelle Reaktionszeit benutzt werden können, wenn man nur in dem Gebiete bleibt wo sie stark abhängig ist von der Stärke des Reizes. Da aber Bestimmungen der Reaktionszeit experimentell viel schwieriger auszuführen sind als die der nach einer bestimmten Zeit erreichten Krümmungsstärke so sind mit dieser Methode keine Vorteile verbunden.

Wenn die Umstände unter welchen der Reizvorgang verläuft ungeändert bleiben und das Produkt von Intensität und Zeit konstant gehalten wird, also nur die Intensität und die Reizdauer in Stärke wechseln, wird, wie oben sub 2 beschrieben worden ist, durch die schwächere Intensität eine Verlängerung der Reaktionszeit auftreten. Das haben Frau Rutten—Pekelharing und Bach auch wirklich bei Reizung mit Zentrifugalkraft gefunden. Sehr merkwürdig aber ist es dasz erstgenannte bei der Untersuchung des Sinusgesetzes für den Geotropismus eine Verkürzung der Reaktionszeit in einigen Lagen gefunden hat wo die Intensität des Reizes schwächer ist. Wenn das bestätigt wird so würde man hier in der Reaktionszeit ein Mittel besitzen um auszumachen ob bei Reizung in verschiedenen Lagen der Reizvorgang qualitativ anders verläuft. (Vergl. auch § 38).

Viel verwickelter wird das Problem der Reaktionszeiten wenn verschiedene Krümmungen zusammenwirken. Bei der Untersuchung über den Einflusz mehrseitiger Beleuchtungen ist die Zeit nach welcher die Krümmungen sichtbar

[1]) Paal, A. Analyse des geotropischen Reizvorgangs mittels Luftverdünnung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 49. 1911.

werden auszer Betracht geblieben. Man kan hier nur schwer von Reaktionszeiten sprechen da der Augenblick worauf eine Krümmung sichtbar wird durch den ganzen Komplex der gleich oder entgegengesetzt gerichteten Reize bestimmt wird. Die vielen von Pringsheim eingeführten Namen sind hier nicht weiter analysiert worden, da es sich gezeigt hat dasz der Standpunkt von woher er sie eingeführt hat weniger richtig ist. Die Tatsachen, die er über Verkürzung und Verlängerung der Reaktionszeit konstatiert hat sind mit Hilfe der in Teil I und II erhaltenen Data ganz gut zu verstehen.

§ 45. Verteilung der Empfindlichkeit über die Pflanze.

Die im Abschnitt IV erreichten Resultate geben Veranlassung auf die Unterschiede in Reaktionsvermögen zwischen Basis und Spitze hinzuweisen. Bei der Basis wird ein schwacher Effekt viel schwieriger beobachtet als bei der Spitze da das Auge viel empfindlicher ist für die Unterscheidung der Richtungsänderung von Vorder- und Hinterseite der Spitze in Bezug auf einander als der mehr absoluten Lageänderung bei schwachen basalen Krümmungen. Im letzten Falle wird die Pflanze eine kleine Abweichung von der vertikalen Lage zeigen. Diese Lageänderung ist schwer zu beobachten, da sie nicht mit einer anderen genau vertikal bleibenden Linie verglichen werden kann. Ob für Spitze und Basis die Cardinalpunkte (der Anfang der positiven Reaktion die maximale positive Krümmung und der Anfang der negativen Krümmung) bei denselben Energiemengen gelegen sind, ist auf Grund der erhaltenen Resultate noch nicht zu entscheiden.

Man wird mit der Möglichkeit Rechnung tragen müssen, dasz die so viel schwächeren Reaktionen der Basis nicht verursacht werden durch eine geringere quantitative Emp-

findlichkeit des Perzeptionsapparates sondern dasz entweder das Reaktionsvermögen relativ geringer ist oder dasz wie Fitting[1]) sich vorstellt „der polare für die Induction des Phototropismus charakteristische Gegensatz" schwieriger in den basalen Zonen zustande kommt. Die erste Möglichkeit ist weniger wahrscheinlich da die selben basalen Zonen bei Reizen in langer Zeit zugeführt und ebenso bei Krümmungen welche aus der Spitzenzone nach der Basis fortgeleitet werden das Vermögen haben sich sehr deutlich und stark zu krümmen.

Ueber die Empfindlichkeitsverteilung für Geotropismus und Zentrifugalkraft sind bei Avena von Tröndle und v. Guttenberg[2]) Untersuchungen verrichtet worden. Von Guttenberg versuchte sie mit der Methode Piccard-Haberlandt zu bestimmen wobei Spitze und Basis zu gleicher Zeit entgegengesetzt gereizt werden. Er kam zu dem Resultate, dasz die Spitzenzone am empfindlichsten ist, dasz aber auch die basalen Zonen, wenn auch in geringerem Masze, auf einen Reiz reagieren. Ob man aus diesen Versuchen etwas über eine Empfindlichkeitsverteilung in der Pflanze ableiten darf ist davon abhängig was man unter Empfindlichkeit verstehen will. Wenn man als ihr Masz die Lage der obengenannten Cardinalpunkte annimmt, so ist esnicht gestattet aus Guttenbergs Versuchen zu einer geringeren Empfindlichkeit zu schlieszen da er nur Unterschiede in Reaktionsstärke verglichen hat. Nimmt man aber die Stärke der Krümmung, die durch eine bestimmte Energiemenge verursacht wird als Maszstab, dann kann man sich ganz mit seiner Auffassung vereinigen.

Tröndle hat aus seinen Beobachtungen über geotro-

---

[1]) Fitting, H. Lichtperzeption und phototropische Empfindlichkeit. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 45. 1908.

[2]) Guttenberg, H. Ritter von. Ueber die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in der Koleoptile der Gramineen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 50. 1911.

pische Krümmungen bei Avena abgeleitet, dasz die Empfindlichkeit einer Zone umgekehrt proportional ist mit der Entfernung von der Spitze. Er hat aber nicht berücksichtigt, dasz auch bei dem Geotropismus eine Krümmung der Basis teilweise verursacht werden kann durch einen Reiz der in der Spitze perzipiert worden ist und durch Reizleitung in die Basis angelangt ist. Darum ist es erwünscht bei seinen Folgerungen Vorsicht zu üben.

§ 46. Ueber den Einflusz der Lichtrichtung.

Da Mast[1]) und Noack vor kurzer Zeit Betrachtungen über die zahlreichen Beobachtungen geliefert haben die über dieses Problem verrichtet sind, kann hier eine kurze Bemerkung genügen. Einander stehen zwei Auffassungen gegenüber, die Sachs', die annimmt dasz die Richtung des Lichtes in der Pflanze perzipiert werde und die Oltmanns' u. a. dasz die Pflanze den Lichtunterschied an verschiedenen Seiten empfinde. Mast hat die Versuche Oltmanns' wiederholt und durch eine genaue Aufstellung gezeigt, dasz eine Pflanze, die von zwei entgegengesetzten Seiten durch parallele Lichtbündel gereizt wird, wobei auf dem Durchschnitt dieser Bündel die Intensität der Strahlen von der einen Seite nach der anderen abnimmt, sich senkrecht auf der Richtung der Strahlen nach dem Teile der Lichtbündel krümmt wo die Beleuchtungsstärke am grószten ist. Es ist aber nicht richtig mit Mast hieraus die Folgerung zu ziehen, dasz die Richtung der Strahlen in der Pflanze von keinem Einflusse sei. Wie aus den in dieser Untersuchung mitgeteilten Versuchen mit mehrseitigen Beleuchtungen hervorgegangen ist (vergl. auch Hagem[2])) wird die

[1]) Mast, S. O. Light and the Behavior of organisms. 1911.

[2]) Hagem, O. Ueber die resultierende phototropische Lage bei zweiseitiger Beleuchtung. Berg. Mus. Aarbok. 1911. Heft 1.

Richtung der Krümmung durch die Resultante der Krümmungstendenzen der verschiedenen Seiten der Pflanze bestimmt. In jedem Teile, man darf wahrscheinlich wohl sagen in jeder Zelle, musz die Richtung der Krümmung von der Lichtrichtung in diesem Teil oder in dieser Zelle abhängig sein. Ob diese Richtung dadurch perzipiert wird dasz die Stärke der Prozesse an Vorder- und Hinterseite verschieden sind ist noch nicht zu entscheiden. (vergl. Blaauw [1])).

Noack hat einen qualitativen Unterschied der Richtung der Lichtstrahlen in der Pflanze angenommen. Im Abschnitte V ist auseinandergesetzt worden, dasz seine Resultate auch auf eine andere Weise erklärt werden können, wenn man in Anmerkung nimmt, dasz Strahlen, die von oben kommen die im konisch zulaufenden Teil der Spitze gelegenen Zellen mehr senkrecht treffen. Diese sehr empfindlichen Zellen werden dadurch stärker gereizt und verursachen eine stärkere Reaktion als wenn die Pflanze durch horizontale Strahlen getroffen wird. Wenn diese Lösung sich als die richtige erweisen sollte, so würde man künftig auch mit der Lage der Zellen und ihrer Orientation zu einander Rechnung tragen müssen.

§ 47. Schluszbetrachtung.

Im Vorhergehenden ist versucht worden die phototropischen Erscheinungen näher kennen zu lernen, teils indem einige Probleme experimentell untersucht worden sind teils durch das Studium des in der Literatur anwesenden Materiales. Es zeigte sich dasz das Verständnis dieser

[1]) Blaauw, A. H. De primaire photogroeireactie en de oorzaak van positieve krommingen van Phycomyces nitens. Verslagen Kon. Ak. v. Wetensch. Amsterdam. Dec. 1913.

Erscheinungen noch äuszerst gering ist. Zwar bestehen eine grosze Anzahl Hypothesen, doch wenn man sich nur auf Grund der Tatsachen eine Vorstellung dieser Prozesse bilden will, so stellt es sich noch als ganz unmöglich heraus.

Eine der gröszten Beschwerden womit man immer wieder zu kämpfen hat, ist dasz eine Anzahl von Begriffen ihren Ursprung von einem ganz anderen Gebiete herleiten und sich eingebürgert haben bevor man untersucht hat ob wirklich eine Vergleichbarkeit besteht zwischen den phototropischen Erscheinungen und den Prozessen auf welche sie Beziehung haben. Reizschwelle, Präsentationszeit, Reaktionszeit, Erregung, Abklingen, Ermüdung und Stimmung sind nur einige wenige Beispiele. In den vorhergehenden Betrachtungen ist versucht worden die experimentelle Basis dieser Begriffe kennen zu lernen. In vielen Fällen erwies es sich als ebenso schwierig zu verneinen als zu bestätigen, dasz die Prozesse in der Pflanze stattfinden wie die Untersucher sich es gedacht haben. Es ist noch ganz unmöglich sich eine Idee davon zu bilden welcher Art die Prozesse sind die durch den Lichtreiz in der Pflanze erweckt werden. Selbst über die Natur der Perzeption herrscht noch Unsicherheit, wenn auch die in der Energiehypothese formulierten Ergebnisse in eine bestimmte Richtung deuten. Die Vorstellung Blaauws, dasz der Perzeptionsprozesz photochemischer Art sein würde, ist sehr anziehend. Warum es dann aber eine photochemische Gleichgewichtsänderung und nicht ein photokatalytischer Prozesz sein würde wie z.B. Lehmann [1]) es sich denkt bei der Keimung von Samen unter dem Einflusse des Lichtes, ist von Blaauw nicht mit genügender Sicherheit auseinandergesetzt worden. (vergl. Pringsheim [2])).

---

[1]) Lehmann, E. Ueber die Beeinflüssung der Keimung lichtempfindlicher Samen durch die Temperatur. Zeitschr. für Bot. Bd. 4. 1912.

[2]) Pringsheim, E. l. c. 3e mededeeling.

Die Bedeutung der Produktregel und der Energiehypothese musz aber nicht sosehr gesucht werden in der dadurch gegebenen Möglichkeit zu einer mehr oder weniger oberflächlichen Vergleichbarkeit mit chemischen Prozessen als in der Tatsache dasz hier für das erste Mal eine quantitative Beziehung zwischen dem äuszeren Reize und den in der Pflanze verlaufenden Prozessen gefunden worden ist. In den letzten Jahren sind dergleichen Beziehungen auch für andere Reizreaktionen gefunden worden. Man wird aber für die Zukunft mehr erwarten können von dem Studium der Abweichungen und Ausnahmen, welche von diesem Gesetze bestehen als von einem oberflächlich Feststellen der Gültigkeit eines Reizmengengesetzes bei allen möglichen Prozessen.

Hierfür wird man aber Material nötig haben das zuverlässige Resultate gestattet. Wiederholt hat es sich in dieser Untersuchung gezeigt, dasz die Ergebnisse sehr variabel sein können. Die erhaltenen Resultate haben aber auch den Eindruck gegründet dasz es gelingen wird Ergebnisse zu bekommen welche in viel höherem Masze zuverlässig sind, wenn man mit Pflanzen arbeitet die immer unter denselben Umständen gezogen werden und wenn man die Versuche unter vollkommen vergleichbaren Umständen anstellt.

§ 48. Zusammenfassung.

I. Wenn man eine Avenakeimpflanze mit schwachen Lichtmengen reizt, (1—100 M.K.S.) kommt eine positive phototropische Krümmung zustande.

II. Der Augenblick wo die Krümmung anfängt ist experimentell nicht zu bestimmen, daher ist es unmöglich mit der „theoretischen Reaktionszeit" zu arbeiten. § 3. § 5.

III. Die Schwerkraft arbeitet der Krümmung vom Anfang an entgegen. § 3. Dadurch entsteht ein Maximum

(maximale Krümmungsstärke). Eine rein phototropische Krümmung wird nur bei Pflanzen erhalten bei welchen die Wirkung der einseitigen Schwerkraft durch Drehung um die horizontale Achse eines Klinostaten aufgehoben wird. § 4.

IV. Je nachdem die Reizmenge gröszer ist, nimmt auch die Reaktionsstärke zu. § 6.

V. Eine stärkere Reaktion äuszert sich:

a. in einem früher Sichtbarwerden der Krümmung d. h. in einer Abkürzung der experimentellen Reaktionszeit § 11.

b. in dem Erreichen einer stärkeren maximalen Krümmung § 6.

c. in dem Erreichen einer stärkeren Krümmung in einer bestimmten Zeit. § 8.

VI. Eine untere Grenze für das Auftreten von Krümmungen (Schwelle) ist experimentell nicht nachzuweisen. § 12. Die Frage ob eine Schwelle besteht ist rein theoretisch und in diesem Augenblicke nicht zu lösen. § 42.

VII. Auch bei rein phototropischen Krümmungen (III) sind die in V*a* und *c* besprochenen Beziehungen gültig. § 10.

VIII. Bei Energiemengen welche gröszer sind als 250 M.K.S. nimmt die positive Krümmung an Stärke ab. Die Abnahme kommt insbesondere durch das Unterdrücktwerden der späteren Krümmungsstadia zustande. § 13.

IX. Bei Energiemengen, welche nur wenig gröszer als 2000 M.K.S. sind tritt nach der positiven Krümmung eine negative auf. Je nachdem die Energiemenge stärker wird nimmt die positive Krümmung ab und die negative zu, bis nur die negative Krümmung sichtbar wird. § 13.

X. Bei schwachen Energiemengen wobei nicht innerhalb etwa 20 bis 25 Minuten (Reaktionszeit?) die 2000 M.K.S. zugeführt worden sind, tritt keine negative Krümmung mehr auf. § 16.

XI. Eine rein negative Krümmung tritt nur bei Intensitäten stärker als etwa 12 M.K. auf. § 14.

XII. Bei jeder Lichtintensität, wobei negative Krümmung auftritt kommt bei längerer Dauer der Reizung eine Abnahme der negativen Reaktion zustande, und nimmt die positive wieder an Stärke zu, bis sie nur allein auftritt. § 17.

XIII. Bei diesen Lichtintensitäten kann man also eine erste positive und eine zweite positive Reaktion unterscheiden. Ein qualitativer Unterschied liegt aber nicht vor. § 17.

XIV. Es ist noch nicht festgestellt ob das Auftreten der zweiten positiven Krümmung von der Lichtmenge abhängig ist. Jedenfalls wäre das nur möglich bei Intensitäten wobei die für die zweite positive Krümmung benötigte Energiemenge innerhalb 25 Minuten zugeführt wird.

XV. Bei starken Intensitäten ist noch eine zweite Abnahme der positiven Reaktion beobachtet, also eine zweite negative Reaktion. § 18.

XVI. Die Empfindlichkeit der Basis ist viel gröszer als bekannt war. Bei einer Verdunkelung der Spitze von 5 mM. tritt bei etwa 100 M.K.S. eine äuszerst schwache positive Reaktion auf. Von 300 bis 1200 M.K.S. sind die Krümmungen ziemlich deutlich. Bei gröszeren in kurzer Zeit zugeführten Energiemengen tritt keine deutliche positive Krümmung mehr auf. Es konnte aber nicht mit Sicherheit festgestellt werden ob negative Krümmungen vorkommen. § 21.

XVII. Starke positive basalinduzierte Krümmungen treten nur bei Beleuchtungen von 15 Minuten und länger auf. § 21.

XVIII. Der Unterschied in der Reaktion von Basis und Spitze besteht in der Schwäche der ersten positiven Reaktion und der Schwierigkeit negative Krümmungen zuverlässig zu zeigen. § 21.

Ob man der Basis eine geringere Empfindlichkeit zuschreiben will hängt davon ab was man unter Empfindlichkeit versteht, die Lage der Cardinalpunkte oder die Stärke

der Krümmung auf einen Reiz von bestimmter Grösze. § 45.

XIX. Ein Einflusz von Beleuchtungen der Basis auf Spitzenkrümmungen konnte nur in so weit beobachtet werden als die in der Spitze induzierte Krümmung in den basal vorbeleuchteten Zonen einen geringeren Effekt zufolge hat. Ob die Krümmung in der nicht vorbeleuchteten Spitzenzone selber durch eine akropetale Reizleitung geringer ist konnte nicht festgestellt werden. § 22.

XX. In Uebereinstimmung mit der Untersuchung Noacks wurde gefunden dasz der Einflusz der Strahlenrichtung nicht nach dem Sinusgesetze berechnet werden kann. § 23.

XXI. Die Erklärung wäre zu finden in der Form der Spitze wenn man in Anmerkung nimmt dasz Strahlen die quer von oben kommen die im konischen Teile der Spitze gelegenen Zellen mehr senkrecht treffen. § 23.

XXII. Die Versuche Masts beweisen nicht dasz die Richtung der Strahlen in der Pflanze ohne Einflusz ist. Die Krümmungsrichtung eines Avenakeimlinges wird durch die Resultante aller vorhandenen Krümmungstendenzen bestimmt. § 46.

XXIII. Bei gleichzeitiger Beleuchtung von zwei entgegengesetzten Seiten reagiert die Pflanze alsob sie die zwei Reize jeden für sich perzipiere. § 25. Die Pflanze perzipiert also nicht die Differenz oder das Verhältnis der Energiemengen. Die zustandekommende Krümmung ist die Resultante der erweckten Krümmungstendenzen.

XXIV. Eine positive Krümmung hinsichtlich der einen Lichtquelle kann sich mit einer negativen hinsichtlich der entgegengesetzten nicht zu einem stärkeren Effekt kombinieren. § 25.

XXV. Finden zwei gleich starke Beleuchtungen von zwei entgegengesetzten Seiten nach einander statt so kann sich jede desto stärker in einer Krümmung äuszern, je nachdem die Zeit zwischen ihrem Anfang gröszer ist. § 26.

Im allgemeinen tritt bei aufeinanderfolgender Beleuchtung von zwei entgegengesetzten Seiten die durch die zweite Beleuchtung induzierte positive Krümmung stärker auf als die durch die erste Beleuchtung induzierte positive Krümmung. Eine negative Krümmung hinsichtlich der zweiten Beleuchtung wird aber durch eine vorhergehende Beleuchtung der anderen Seite von gewisser Dauer unterdrückt.

Es ist nicht möglich festzustellen ob die nach der Lichtquelle der zweiten Beleuchtung gerichtete Krümmung nur eine positive ist hinsichtlich der zweiten Beleuchtung oder auch noch ein negatives Element hinsichtlich der ersten Beleuchtung enthalten kann. § 26.

XXVI. Eine gleichzeitige Beleuchtung von zwei einander entgegengesetzten Seiten mit folgender oder vorhergehender einseitiger Beleuchtung musz als eine Kombination einseitiger Reize aufgefaszt werden, von welchen eine während längerer Zeit fortgesetzt wird. Der Unterschied in den zwei Beleuchtungsweisen besteht darin dasz im ersten Falle die Beleuchtungen gleichzeitig, im zweiten nach einander anfangen. Das hat zufolge dasz im zweiten Falle die Krümmungen nach der Lichtquelle der kurzdauernden Beleuchtung stärker auftreten. Es ist noch nicht gelungen hinsichtlich dieser letzteren Krümmungen festzustellen wie sie aufgefaszt werden müssen. § 27.

XXVII. Bei allseitigen Vor- und Nachbeleuchtungen erzielt man dieselben Resultate wie bei zweiseitigen; auch hier musz die Lichtmenge der einseitigen Beleuchtung der an dieser Seite schon bei der allseitigen Beleuchtung zugeführten Energie hinzugefügt werden. § 30.

XXVIII. Eine schwache allseitige Vorbeleuchtung hat also zur Folge dasz;

1°. um eine positive Krümmung zu bekommen eine gröszere Energiemenge zugeführt werden musz als bei einer nicht vorbeleuchteten Pflanze, da die an der nicht nachbeleuchteten Seite zugeführte Energie der Krümmung entgegenwirkt,

2⁰. um eine negative Krümmung zu bekommen weniger Energie zugeführt zu werden braucht, da auch die bei der allseitigen Vorbeleuchtung an der später einseitig beleuchtet werdenden Seite zugeführte Energie mitwirkt.

Auch die bei stärkeren und länger dauernden allseitigen Vorbeleuchtungen auftretenden Erscheinungen können nach Analogie der zweiseitigen Beleuchtungen erklärt werden. § 30.

XXIX. Da die Reaktion eines Avenakoleoptyls als die Resultante einer groszen Anzahl selbständig perzipierender und mehr oder weniger unabhängig von einander reagierender Teile aufgefaszt werden musz, hat man zwei Stimmungserscheinungen zu unterscheiden, erstens die Rezeptions- und Aktionsfähigkeit jeder Teilreaktion, zweitens den Einflusz dieser Teilreaktionen auf einander. § 40.

XXX. Wenn nach der allseitigen Vorbeleuchtung die Pflanzen einige Zeit im Dunklen gelassen werden, bevor man sie einseitig reizt, kann man untersuchen wie die durch die Vorbeleuchtung entstandene Reaktionsfähigkeit abklingt. Der Einflusz einer allseitigen Vorbeleuchtung erlischt ziemlich schnell so dasz eine eine Stunde später anfangende einseitige Reizung fast ungestört verläuft. § 32.

XXXI. Wenn einer allseitigen Beleuchtung eine einseitige vorhergeht, so treten genau dieselben Erscheinungen auf als bei einer zweiseitigen Beleuchtung der eine einseitige vorhergeht. § 31.

Folgt die allseitige Beleuchtung nicht sogleich der einseitigen so tritt die Erscheinung, dasz erst eine Krümmung im Sinne der einseitigen Beleuchtung und später eine in der entgegengesetzten Richtung auftritt, noch schärfer hervor. § 34.

XXXII. Die Energiehypothese sagt, dasz die Stärke der primairen Aenderung welche in der Pflanze durch das Licht zustande kommt, bestimmt wird durch die zugeführte Energiemenge. § 37.

XXXIII. Die Produktregel sagt, dasz um einen bestimmten Effekt zu bekommen es gleichgültig ist ob eine Ener-

giemenge in kurzer oder langer Zeit zugeführt wird. Die Produktregel hat nur eine beschränkte Gültigkeit. § 37.

XXXIV. Ueber das Abklingen des durch das Licht in der Pflanze hervorgebrachten Zustandes kann man sich zwei Vorstellungen machen, erstens dasz ein Teil der primairen Aenderung verschwindet ohne zu dem Effekt mitgewirkt zu haben; zweitens, dasz die primaire Aenderung nur in so weit verschwindet als sie zu dem Effekt mitwirkt. Die erste Auffassung ist, da das Abklingen ziemlich schnell stattfindet, schwierig in Uebereinstimmung zu bringen mit der groszen Gültigkeit der Produktregel. Die Data, welche in der Literatur zu finden sind über ein schnelles Verschwinden der primairen Aenderung ohne zu dem Effekt mitzuwirken, sind nicht beweisend. § 38.

XXXV. Die Prozesse, welche in dieser Untersuchung als Abklingprozesse besprochen sind, beruhen alle auf der Erscheinung, dasz zwei Reize von entgegengesetzen Seiten einander weniger entgegenwirken je nachdem die Zeit zwischen ihrem Anfange gröszer ist. Wenn also eine allseitig vorbeleuchtete Pflanze sich einem Reiz, der eine Stunde später anfängt, gegenüber wie eine unbeleuchtete Pflanze verhält, so darf man daraus nicht die Folgerung ziehen dasz die Folgen der ersten Reizung ganz verschwunden sind.

XXXVI. Da die Präsentationszeit zu der Schwelle gehört und diese nur theoretischen Wert hat, wäre es erwünscht nicht weiter bei einer eben sichtbaren Krümmung von Präsentationszeit zu reden, sondern von der bei einer Krümmung bestimmter Stärke gehörenden Reizdauer. § 43.

XXXVII. Bei dem Phototropismus ist es nicht möglich festzustellen ob eine Reaktionszeit besteht. Es ist aber sehr wahrscheinlich, dasz im dem Augenblicke wo die sichtbare Krümmung auftritt eine neue Phase im Krümmungsprozesse erreicht wird. § 44.

Fig. 1.

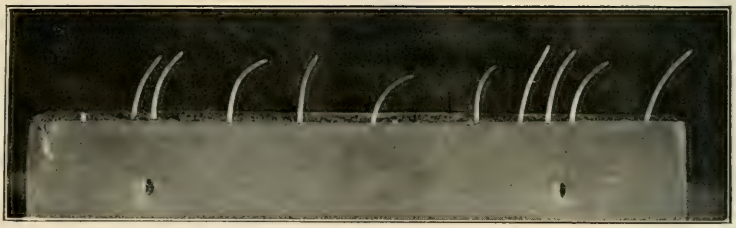


Fig. 2.

Fig. 3.

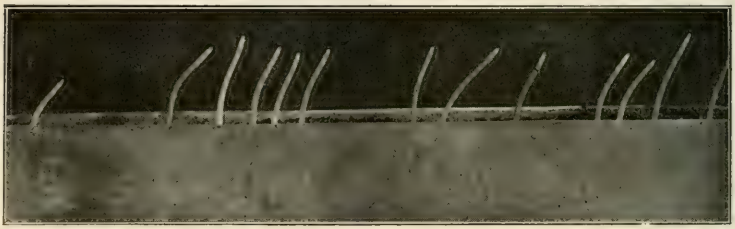


Fig. 4.

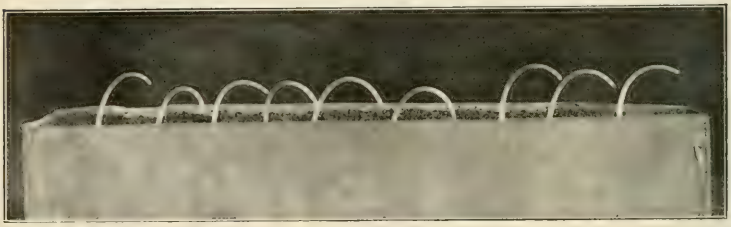
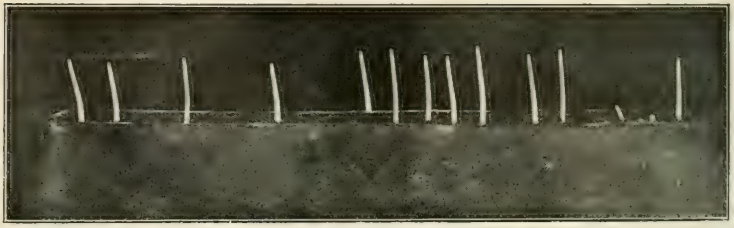


Fig. 5.



XXXVIII. Die von Tröndle abgeleitete Formel $i(t - k)$ = konstant ist für den Phototropismus nicht gültig. § 44.

TAFELERKLÄRUNG.

Fig. 1. Reizdauer 14 Min. Beleuchtungsstärke 5.5 M.K. Temp. 23° C. Starke positive Krümmung. Die Pflanzen 1 und 4 von rechts zeigen eine negative Asymmetrie der Spitze. Nach der Beleuchtung auf dem Klinostaten. 2½ Stunde nach dem Anfange der Beleuchtung photographiert.

Fig. 2. Reizdauer 6 Min. Beleuchtungsstärke 5 M.K. Temp. 23° C. Starke positive Krümmung. Nach der Beleuchtung auf dem Klinostaten. 2½ Stunde nach der Beleuchtung photographiert.

Fig. 3. Beleuchtung auf dieselbe Weise als in Fig. 2. Nach der Beleuchtung nicht auf dem Klinostaten. Die Spitzen sind geotropisch aufgerichtet. 2½ Stunde nach dem Anfange der Beleuchtung photographiert.

Fig. 4. Reizdauer 45 Minuten. Beleuchtungsstärke 5.5 M.K. Temp. 23° C. Kreisförmige positive Krümmung. Nach der Beleuchtung auf dem Klinostaten. 4 Stunden nach dem Anfange der Beleuchtung photographiert.

Fig. 5. Nur die Basis von links mit 200 M.K.S. (10 Sek.) gereizt. Die Spitze in einem Käppchen von 5 mM. 23° C. Schwache positive Krümmung der Basis. 2½ Stunde nach dem Anfange der Beleuchtung photographiert.

INHALT.

Seite.

Teil I. Einseitige Beleuchtung 44
Abschnitt I. Die positive Reaktion 44
§ 1. Einleitung 44
§ 2. Allgemeine Methode 45
§ 3. Der Verlauf einer positiven Krümmung . . 51
§ 4. Aufhebung der geotropischen Gegenkrümmung 56
§ 5. Reaktions- und Krümmungszeit 59
§ 6. Abhängigkeit der maximalen Krümmung von der Stärke des Reizes 60
§ 7. Krümmungszeit der Maximalkrümmung . . 64
§ 8. Die Stärke der Krümmung nach einer bestimmten Zeit 65
§ 9. Gleichartige und ungleichartige Krümmungen 65
§ 10. Abhängigkeit der Krümmungsstärke von der Energie bei nicht durch Schwerkraftwirkung beeinfluszten Krümmungen 67
§ 11. Abhängigkeit der experimentellen Reaktionszeit von der Reizstärke 70
§ 12. Schwellenbestimmung 71
Abschnitt II. Die negative Reaktion 73
§ 13. Die negative Reaktion 73
§ 14. Die Energie wobei eine negative Krümmung auftritt 77
§ 15. Die Gültigkeit der Produktregel für die negative Krümmung 84
§ 16. Das nicht Auftreten negativer Krümmungen bei schwachen Intensitäten 86
§ 17. Die zweite positive Krümmung 88

Seite,

§ 18. Eine zweite Abnahme der Stärke der positiven Reaktion bei starken Intensitäten 91
§ 19. Einflusz der Temperatur auf die negative Krümmung 92
Abschnitt III. Die Empfindlichkeit der Basis . . . 94
§ 20. Methode 94
§ 21. Positive und negative in der Basis induzierte Krümmungen 97
§ 22. Ueber den Einflusz von Beleuchtungen von Spitze und Basis auf einander 102
Abschnitt IV 108
§ 23. Parallele unter verschiedenen Winkeln einfallende Strahlen 108
Teil II. Mehrseitige Beleuchtungen 114
§ 24. Einleitung 114
Abschnitt V. Zweiseitige Beleuchtungen . , ... 115
§ 25. Gleichzeitige Beleuchtung von zwei entgegengesetzten Seiten 115
§ 26. Zwei Beleuchtungen von entgegengesetzten Seiten nach einander 120
§ 27. Gleichzeitige Beleuchtung von zwei entgegengesetzten Seiten, der eine einseitige folgt oder vorhergeht 129
Abschnitt VI. Allseitige Beleuchtungen . . , . . 136
§ 28. Einleitung 136
§ 29. Methode 137
§ 30. Eine allseitige Beleuchtung der eine einseitige folgt. 141
§ 31. Eine allseitige Beleuchtung, der eine einseitige vorhergeht 153
Abschnitt VII. Das Abklingen 156
§ 32. Das Abklingen einer allseitigen Beleuchtung. 156
§ 33. Eine einseitige Beleuchtung, der eine einseitige der entgegengesetzten Seite nicht sogleich folgt 160

Seite.

§ 34. Eine einseitige Beleuchtung der eine allseitige nicht sogleich folgt 161
§ 35. Zusammenfassung 163
Teil III. Theoretische Betrachtungen 165
§ 36. Die Kompliziertheit der Reizprozesse . . . 165
§ 37. Die Energiehypothese und die Produktregel 167
§ 38. Das Abklingen 176
§ 39. Webersches Gesetz 185
§ 40. Stimmung 186
§ 41. Die negative Krümmung 188
§ 42. Die Reizschwelle 189
§ 43. Die Präsentationszeit 191
§ 44. Die Reaktionszeit 193
§ 45. Verteilung der Empfindlichkeit über die Pflanze 201
§ 46. Ueber den Einflusz der Lichtrichtung . . . 203
§ 47. Schluszbetrachtung 204
§ 48. Zusammenfassung 206

SOMMAIRE.

Articles:

J. A. Honing.	Kreuzungsversuche mit Canna-Varietäten	1
C. E. B. Bremekamp.	Stossreizbarkeit der Blumenkrone bei Gentiana quadrifaria Bl.	27
C. E. B. Bremekamp.	Der dorsiventrale Bau des Grashalmes nebst Bemerkungen über die morphologische Natur seines Vorblattes .	31
W. H. Arisz.	Untersuchungen über den Phototropismus. Mit Tab. I	44

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M. M.

M. W. Beyerinck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt,
Hugo de Vries, Th. Weevers et
F. A. F. C. Went.

Volume XII. Livraison 3.

Nachdruck und Uebersetzung verboten.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden,
overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

M. de Waal. — 1915. — Groningue.

RECUEIL

DES

TRAVAUX BOTANIQUES NÉERLANDAIS.

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M. M.

M. W. Beyerinck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt,
Hugo de Vries, Th. Weevers et
F. A. F. C. Went.

Volume XII. Livraison 3.

Nachdruck und Uebersetzung verboten.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden,
overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

M. de Waal. — 1915. — Groningue.

SOMMAIRE.

Articles:

Tine Tammes. Die genotypische Zusammensetzung einiger Varietäten derselben Art und ihr genetischer Zusammenhang 217

H. Heukels. Die Kreuz- und Selbstbefruchtung und die Vererbungslehre . . . 278

C. van Zijp. Beiträge zur Kenntnis der Zingiberaceën Mit 1 Textfig. und Tab. II und III 340

Die genotypische Zusammensetzung einiger Varietäten derselben Art und ihr genetischer Zusammenhang

von

TINE TAMMES.

Aus dem Botanischen Laboratorium der Universität Groningen.

LIBR. NEW Y BOTAN GARD

Einleitung.

Bei meinen Untersuchungen über die Kreuzung verschiedener Varietäten von *Linum usitatissimum* L. beabsichtigte ich auch das Verhalten der Blütenfarbe zu studieren um die genotypische Zusammensetzung und den Zusammenhang der Varietäten in bezug auf dieses Merkmal zu bestimmen. Weil ich aber aus früher gemachten Beobachtungen wusste, dass mit der Farbe der Blüte andere Merkmale eng zusammenhangen: nämlich die Farbe der Staubbeutel und die der Samen, die Beschaffenheit der Kronblätter, die mittlere Anzahl der Samen pro Frucht und die Keimungsfähigkeit der Samen, habe ich das Verhalten dieser Merkmale ebenfalls untersucht.

Von den zahlreichen Varietäten von *L. usitatissimum* sind sechs zu den Versuchen benutzt worden und zwischen diesen wurden Kreuzungen ausgeführt. Eine dieser sechs Varietäten ist der gewöhnliche in der niederländischen Provinz Groningen aus russischen Samen kultivierte Lein. Die Blüte derselben ist ziemlich tief-blau gefärbt mit einem

Stich ins violette und ein wenig dunkler als B. 1215 [1]); der Nagel des Kronblattes ist gelb, während die vom Nagel ausgehenden Adern fast rein blau sind und dunkler als die zwischen den Adern liegenden Teile der Spreite, d. h. als die Intervenia [2]).

Die zweite Varietät ist eine schon in früheren Mitteilungen [3]) erwähnte, welche aus Ägypten erhalten und mit dem Namen *ägyptischer Lein* bezeichnet wurde. Die Blüte ist viel grösser als die des gewöhnlichen Leins und scheint dunkler gefärbt. Werden aber gleich grosse Teile beider Kronblätter miteinander verglichen z. B. wenn auf beide Kronblätter weisses Papier mit gleich grossem Loch gelegt wird, so ergibt sich, dass der Farbenton beider derselbe ist.

Drittens wurde gebraucht *Linum usitatissimum crepitans* Böningh, die Form mit aufspringenden Früchten, von mir früher [4]) ausführlich beschrieben. Die Farbe der Blüte ist auch die nämliche wie die des gewöhnlichen Leins. Die Adern sind aber nur in der unteren Hälfte des Kronblattes dunkler gefärbt als die Intervenia. Hierdurch und infolge der geringeren Breite des Kronblattes scheint die Blüte etwas heller gefärbt als die des gewöhnlichen Leins.

[1]) B. bedeutet hier und im folgenden bei der Angabe von Farben: Baumann's neue Farbentonkarte, System Prase; die Nummer ist die des Farbenblattes des Farbentonblockes. Diese Karte ist käuflich zu erhalten von P. Baumann, Aue in Sachsen.

[2]) John Lindley, An Introduction to Botany. 1839, S. 131.

[3]) Der Flachsstengel, eine statistisch anatomische Monographie. Verh. v. d. Holl. Maatsch. d. Wetensch. Haarlem. Verz. 3, Deel VI, Stuk 4, 1907, S. 22.

Das Verhalten fluktuierend variierender Merkmale bei der Bastardierung. Rec. d. Trav. bot. Néerl. Vol. VIII, 1911, S. 206.

Einige Korrelationserscheinungen bei Bastarden. Rec. d. Trav. bot. Néerl. Vol. X, 1913, S. 71.

Die Erklärung einer scheinbaren Ausnahme der Mendelschen Spaltungsregel. Rec. d. Trav. bot. Néerl. Vol. XI, 1914, S. 55.

[4]) Der Flachsstengel, S. 24—29.

Die vierte Varietät hat sehr hellblaue Blüten mit geringem violettem Ton (ein weinig heller als B. 1232) und mit deutlichen, dunkelblau erscheinenden Adern, welche aber etwas heller gefärbt sind als beim gewöhnlichen Lein. Die Form wurde im Jahre 1906 aus einer von russischen Samen stammenden Kultur des gewöhnlichen Leins isoliert und hat sich seitdem konstant erhalten.

Die zwei übrigen Varietäten haben weisse Blüten. Bei einer derselben stimmt die Blüte in ihrer Grösse mit der des gewöhnlichen blaublühenden Leins überein. Diese Varietät wird in der niederländischen Provinz Friesland kultiviert.

Die andere weissblühende Varietät wurde von Mrs. Vilmorin-Andrieux et Cie. in Paris erhalten. Die Blüte ist kleiner, die Kronblätter sind bedeutend schmäler, zudem ist der obere Rand einigermassen runzelig oder gekräuselt und sind die Seitenränder nach oben eingerollt. Die Staubbeutel sind gelb und die Samen etwas grünlich gelb; während bei den fünf anderen Varietäten, auch bei der anderen weissblühenden, die Kronblätter ebenflächig, die Staubbeutel blau und die Samen braun gefärbt sind. Die mittlere Anzahl der Samen pro Frucht und die Keimungsfähigkeit der Samen sind bei diesem weissen Lein geringer als bei den fünf anderen Varietäten.

Ausser diesen sechs Varietäten gibt es noch andere, welche geringe, aber erbliche Unterschiede in der Blütenfarbe unter einander und mit ersteren aufweisen. Eine derselben hat äusserst hellblaue, fast weisse Blüten, nur die Adern sind deutlich blau, obgleich noch heller als bei der obengenannten hellblauen Form. Die Staubbeutel sind gelb und die Samen braun. Von drei anderen ist die Blütenfarbe heller oder dunkler violett (B. 1254, 1254—1255, 1255), viel mehr nach dem Roten abweichend als beim gewöhnlichen Lein; eine derselben hat entschieden eine rot-violette Farbe.

Bei allen sind die Adern bläulich, die Staubbeutel blau und die Samen braun. Ausserdem habe ich in meinen Kulturen noch eine Varietät mit hell-rosa Blüten, gelben Staubbeuteln und braunen Samen. Diese letztere und zwei der violettblühenden Formen erhielt ich vom Herrn Dr. Althausen in Petersburg, die beiden übrigen habe ich selbst aus dem hier angebauten russischen Lein isoliert. Die Untersuchung der genotypischen Zusammensetzung dieser letzten fünf Varietäten ist nur noch im Anfang und demzufolge werden erst nach einigen Jahren die Resultate mitgeteilt werden können. Die Varietäten sind nur genannt um zu zeigen, dass die Anzahl der sich in der Blütenfarbe voneinander unterscheidenden Formen von *Linum usitatissimum* eine grosse ist. Die hier beschriebenen Untersuchungen beziehen sich aber nur auf die sechs ersteren.

Für die Versuche wurden immer reine Linien benutzt und fast stets wurden die reziproken Kreuzungen ausgeführt. Die nachfolgenden Generationen wurden alle gezüchtet aus Samen welche durch Selbstbefruchtung entstanden. In der folgenden Übersicht der Kreuzungen werde ich oft der Kürze wegen die Blütenfarbe der sechs untersuchten Varietäten andeuten mit dunkelblau für den gewöhnlichen blauen Lein [1]), ägyptisch blau für den ägyptischen Lein, crepitans blau für *L. crepitans*, hellblau für die hellblaublühende Form; weiss für den gewöhnlichen weissen Lein und gekräuselt weiss für die von M. Vilmorin erhaltene Varietät.

Bei den Angaben der Kreuzungen ist stets die Mutterpflanze zuerst genannt.

[1]) In der Literatur wird die Blütenfarbe der Leinpflanze meistens nicht mit dunkelblau, sondern mit hellblau angedeutet. Im Gegensatz zur Blütenfarbe der Varietät mit noch helleren Blumen, hier der hellblaue Lein genannt, ist der Ausdruck dunkelblau in der vorliegenden Mitteilung aber am deutlichsten.

Bei meinen Untersuchungen bin ich immer von der Blütenfarbe ausgegangen und habe im Zusammenhang damit die anderen Merkmale berücksichtigt. Aus diesem Grunde und weil die Blütenfarbe grössere Unterschiede als die übrigen Merkmale aufweist, werde ich auch bei der Besprechung der verschiedenen Kreuzungen die Blütenfarbe in den Vordergrund stellen und die Kreuzungen durch Angabe der Blütenfarbe der benutzten Varietäten andeuten.

KAPITEL I.

Die Kreuzungen.

Bei Untersuchungen wie die hier zu beschreibenden glaube ich, dass es erwünscht ist, alle Beobachtungen mitzuteilen und nicht nur diejenigen, woraus die Resultate abgeleitet wurden. Um aber bei der Besprechung der aus den Beobachtungen hervorgehenden Schlussfolgerungen nicht an mehreren Stellen Mitteilungen machen zu müssen, welche dort keine Bedeutung haben und welche die Vorstellung nur verwickelter machen und um Wiederholungen vorzubeugen, habe ich es vorgezogen alle Beobachtungen in diesem Kapitel zusammenzufassen und ohne weiteres so kurz wie möglich zu beschreiben. Nur diejenigen, welche sich auf die mittlere Anzahl der Samen pro Frucht und die Keimungsfähigkeit der Samen beziehen, bleiben hier unberücksichtigt, weil es geeigneter ist diese Merkmale an anderer Stelle zu besprechen. Alle aus den Beobachtungen hervorgehenden Schlussfolgerungen in bezug auf die genotypische Zusammensetzung der verschiedenen Varietäten und die Wirkung der Faktoren werden später behandelt werden. Dabei wird stets das hier mitgeteilte benutzt werden und werde ich immer die betreffenden Beobachtungen andeuten.

1*a*. **Dunkelblau · ägyptisch blau.**

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 7.

F_1 bestand aus 17 Individuen.

F_2, die Nachkommen von 7 F_1-Pflanzen: 140 Individuen.

F_3, die Nachkommen von 27 F_2-Pflanzen: 280 Individuen.
F_4, die Nachkommen von 1 F_3-Pflanze: 40 Individuen.

1*b*. **Ägyptisch blau × dunkelblau.**

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 9.
F_1 bestand aus 28 Individuen.
F_2, die Nachkommen von 14 F_1-Pflanzen: 170 Individuen.
F_3, die Nachkommen von 13 F_2-Pflanzen: 130 Individuen.
F_4, die Nachkommen von 2 F_3-Pflanzen: 100 Individuen.

Die Nachkommen zeigten in allen Generationen die blaue Farbe der Blüte und der Staubbeutel und die braune Farbe der Samen der P-Formen und hatten wie diese flache Kronblätter.

2*a*. **Dunkelblau × crepitans blau.**

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 5.
F_1 bestand aus 15 Individuen.
F_2, die Nachkommen von 8 F_1-Pflanzen: 50 Individuen.

2*b*. **Crepitans blau × dunkelblau.**

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 9.
F_1 bestand aus 27 Individuen.
F_2, die Nachkommen von 11 F_1-Pflanzen: 129 Individuen.
F_3, die Nachkommen von 3 F_2-Pflanzen: 315 Individuen.

Die Farbe der Blüte, der Staubbeutel und der Samen aller Nachkommen stimmte vollkommen mit der der beiden P-Varietäten überein und wie bei diesen waren die Kronblätter flach.

3*a*. **Ägyptisch blau × crepitans blau.**

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 6.
F_1 bestand aus 11 Individuen.
F_2, die Nachkommen von 7 F_1-Pflanzen: 116 Individuen.
F_3, die Nachkommen von 10 F_2-Pflanzen: 524 Individuen.
F_4, die Nachkommen von 7 F_3-Pflanzen: 208 Individuen.
F_5, die Nachkommen von 5 F_4-Pflanzen: 490 Individuen.

3*b*. **Crepitans blau × ägyptisch blau.**

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 6.
F_1 bestand aus 23 Individuen.
F_2, die Nachkommen von 4 F_1-Pflanzen: 73 Individuen.

F_3, die Nachkommen von 9 F_2-Pflanzen: 453 Individuen.

In allen Generationen zeigten alle Individuen die blaue Farbe der Blüte und der Staubbeutel, die braune Farbe der Samen und das Flachsein der Kronblätter der P-Varietäten.

4*a*. **Dunkelblau × hellblau.**

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 2.

F_1 bestand aus 12 Individuen mit Blüten, welche vollkommen mit der der dunkelblauen P-Varietät übereinstimmten.

F_2, die Nachkommen von 6 F_1-Pflanzen, bestand aus 154 Individuen; von diesen hatten 40 hellblaue und 114 dunkelblaue Blüten.

4*b*. **Hellblau × dunkelblau.**

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 8.

F_1 bestand aus 53 Individuen. Die Blütenfarbe derselben stimmte mit der der reziproken F -Pflanzen überein.

F_2, die Nachkommen von 8 F_1-Individuen, umfasste 230 Individuen, 61 mit hellblauen, 169 mit dunkelblauen Blüten.

F_3, von 5 hellblauen F_2-Pflanzen stammend, zeigte hellblaue Blüten bei allen 250 Pflanzen.

Von 2 F_2-Pflanzen mit dunkelblauen Blüten spaltete die eine sich in F_3 in 37 dunkelblau und 13 hellblau, während die andere 50 dunkelblaue F_3-Individuen gab.

Alle Nachkommen hatten flache Kronblätter, blaue Staubbeutel und braune Samen.

5*a*. **Hellblau × weiss.**

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 11.

F_1 bestand aus 69 Individuen.

5*b*. **Weiss × hellblau.**

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 4.

F_1 bestand aus 24 Individuen.

Die reziproken Kreuzungen stimmten in ihrem Verhalten miteinander überein, dieselben werden deshalb weiter zusammen beschrieben werden.

Die Blütenfarbe der ersten Generation war viel dunkler als die der hellblauen Varietät und nur ein wenig heller und etwas weniger violett als die des gewöhnlichen dunkelblauen Leins. Der Unterschied mit dem gewöhnlichen Lein war aber nur scheinbar und wurde verursacht dadurch, dass die Adern, welche bei allen blauen Varietäten viel dunkler als die Intervenia sind, bei diesen Hybriden nicht dunkler gefärbt waren als der übrige Teil der Spreite. Die ganze Spreite war einfarbig und es sah aus als ob die Adern fehlten. Ich werde im folgenden derartige Blüten der Kürze wegen mit dunkelblau ohne Adern bezeichnen, im Gegensatz zu dunkelblau mit Adern, wie es beim gewöhnlichen und ägyptischen Lein und bei *L. crepitans* vorkommt.

In der zweiten Generation, von 14 F_1-Pflanzen stammend, trat Spaltung auf. Ausser weissen und hellblauen Individuen wie die P-Varietäten und blauen wie die F_1-Pflanzen kamen in F_2 auch äusserst hellblaue vor. Die Spreite der Kronblätter war bei diesen Pflanzen gleichmässig gefärbt, die Farbe der Adern war nicht dunkelblau sondern derjenigen der Intervenia gleich. Dadurch waren die Adern unsichtbar, wie das auch bei den dunkler gefärbten F_1-Pflanzen und den damit übereinstimmenden F_2-Pflanzen der Fall war. Solche Blüten werde ich mit hellblau ohne Adern andeuten, im Gegensatz zu hellblau mit Adern der hellblauen Varietät. Weiter kamen auch noch Pflanzen mit dunkelblauen Blüten vor, welche der Blüte des gewöhnlichen Leins in der Farbe der Spreite und der Adern vollkommen gleich waren.

Das Zahlenverhältnis der verschiedenen genannten Phaenotypen war das folgende: dunkelblau mit Adern 93, dunkelblau ohne Adern 194, hellblau mit Adern 28, hellblau ohne Adern 68, weiss 125.

18 F_2-Pflanzen mit dunkelblauen Blüten mit Adern wurden weiter gezüchtet. 8 derselben erwiesen sich als

konstant und gaben eine F_3 von zusammen 485 Individuen, alle ebenfalls dunkelblau mit Adern, ebenso wie die 100 F_4-Individuen von 4 F_3-Pflanzen stammend.

Die 10 anderen F_2-Individuen mit dunkelblauen Blüten mit Adern spalteten alle in F_3, zusammen in 293 dunkelblau mit Adern und 102 hellblau mit Adern.

Von den 8 weiter kultivierten F_2-Pflanzen mit dunkelblauen Blüten ohne Adern spalteten 5 in den 5 Phaenotypen der zweiten Generation, zusammen: 68 dunkelblau mit Adern, 111 dunkelblau ohne Adern, 20 hellblau mit Adern, 44 hellblau ohne Adern und 90 weiss. Die 3 anderen spalteten in dunkelblau mit Adern, dunkelblau ohne Adern und weiss zusammen 43, 74 und 34.

Alle 5 untersuchten F_2-Individuen deren Blüten hellblau mit Adern waren, ergaben sich als konstant denn sie lieferten zusammen eine Nachkommenschaft von 426 Individuen, alle hellblau mit Adern.

Die 10 untersuchten F_2- Individuen mit hellblauen Blüten ohne Adern spalteten alle in der nämlichen Weise und mit demselben Zahlenverhältnis und gaben zusammen: 103 hellblau mit Adern, 194 hellblau ohne Adern und 107 weiss.

Die 6 weiter gezüchteten weissen F_2-Pflanzen gaben nur weisse Nachkommen, zusammen 175 Individuen, während 2 von diesen F_3-Pflanzen eine F_4 von zusammen 85 weissen lieferten.

Alle Nachkommen dieser beiden Kreuzungen zwischen hellblau und weiss hatten flache Kronblätter, blaue Staubbeutel und braune Samen wie die beiden P-Varietäten.

6. **Hellblau × gekräuselt weiss.**

Zwischen diesen beiden Varietäten wurde nur diejenige Kreuzung ausgeführt bei welcher die Mutterpflanze hellblau war. Die Anzahl der Kreuzungen betrug 3.

F_1 bestand aus 16 Individuen.

Die Farbe der Blüte war viel dunkler als die des hellblauen Leins, dieselbe stimmte vollkommen mit der des

gewöhnlichen Leins überein, auch in den Adern. Die Kronblätter waren flach, die Staubbeutel blau und die Samen braun wie bei der hellblauen P-Form.

In F_2, von den gesamten F_1-Pflanzen stammend, trat Spaltung auf in dunkelblau mit Adern 298, hellblau mit Adern 96, und weiss 91. Die beiden blauen Phaenotypen hatten flache Kronblätter, blaue Staubbeutel und braune Samen, der weisse hatte gekräuselte Kronblätter, gelbe Staubbeutel und gelbe Samen wie die weisse P-Varietät.

Von den 14 weiter kultivierten F_2-Pflanzen mit dunkelblauen Blüten mit Adern waren 3 konstant und gaben eine F_3 von zusammen 202 Individuen alle dunkelblau mit Adern. Zwei spalteten in F_3 in 146 dunkelblau mit Adern und 46 weiss; eine andere F_2-Pflanze gab 40 dunkelblau mit Adern und 11 hellblau mit Adern, während die 8 übrigen sich wie F_1 spalteten in 106 dunkelblau mit Adern, 40 hellblau mit Adern und 44 weiss.

Von 9 der F_2-Individuen mit hellblauen Blüten mit Adern wurde die F_3-Generation gezüchtet. Zwei dieser F_2-Pflanzen gaben nur hellblau mit Adern, zusammen 224 Individuen; die übrigen 7 spalteten alle, zusammen in 461 hellblau mit Adern und 140 weiss.

Von den weissen F_2-Pflanzen wurden 6 weiter gezüchtet. Diese gaben nur weissblühende F_3-Pflanzen, zusammen 267 Individuen.

In allen Generationen hatten die blaublühenden Individuen flache Kronblättter mit Adern, blaue Staubbeutel und braune Samen, die weissblühenden gekräuselte Kronblätter, gelbe Staubbeutel und gelbe Samen.

7. **Dunkelblau × weiss.**

Zwischen diesen beiden Varietäten wurde nur diese Kreuzung ausgeführt.

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 7.

F_1 bestand aus 11 Individuen mit dunkelblauen Blüten ohne Adern. Dieselben stimmten in ihrer Farbe mit den

Blüten der F_1-Pflanzen der Kreuzung von hellblau und weiss überein.

In F_2, von den gesamten F_1-Pflanzen stammend, trat Spaltung auf in 166 dunkelblau mit Adern, 336 dunkelblau ohne Adern und 163 weiss.

Zwei der F_2-Pflanzen mit dunkelblauen Blüten mit Adern gaben eine F_3 ebenfalls dunkelblau mit Adern, zusammen 48 Individuen.

Eine F_2-Pflanze, dunkelblau ohne Adern spaltete in F_3 und gab dunkelblau mit Adern, dunkelblau ohne Adern und weiss. Die totale Anzahl der Individuen betrug 100, die Anzahl der verschiedenen Phaenotypen wurde aber nicht bestimmt.

Zwei weisse F_2-Pflanzen gaben zusammen 85 weisse F_3-Individuen und 2 dieser F_3 wieder 42 weisse F_4.

Alle Nachkommen dieser Kreuzung hatten flache Kronblätter, blaue Staubbeutel und braune Samen.

8. **Weiss × ägyptisch blau.**

Von den beiden reziproken Kreuzungen wurde nur diese ausgeführt.

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 5.

F_1 bestand aus 16 Pflanzen mit dunkelblauen Blüten ohne Adern.

In F_2, die Nachkommenschaft der gesamten F_1-Pflanzen, trat Spaltung auf in dunkelblau mit Adern 218, dunkelblau ohne Adern 426 und weiss 207.

Zwei der F_2-Pflanzen mit dunkelblauen Blüten mit Adern wurden nachgezüchtet. Dieselben gaben zusammen 100 F_3-Pflanzen alle dunkelblau mit Adern.

6 F_2-Individuen mit dunkelblauen Blüten ohne Adern spalteten in den drei Phaenotypen der zweiten Generation und gaben zusammen 116 dunkelblau mit Adern, 223 dunkelblau ohne Adern und 101 weiss.

Die weissen F_2-Pflanzen gaben nur weisse Nachkommen, im ganzen wurden 271 F_3-Individuen von 6 F_2-Pflanzen

stammend, studiert. Eine von diesen F_3-Pflanzen gab 24 weisse F_4-Individuen.

Alle Nachkommen dieser Kreuzung zeigten flache Kronblätter, blaue Staubbeutel und braune Samen.

9*a*. **Dunkelblau × gekräuselt weiss.**

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 12.

F_1 bestand aus 31 Pflanzen, alle mit dunkelblauen, flachen Kronblättern mit Adern, blauen Staubbeuteln und braunen Samen.

In F_2, die Nachkommen der gesamten F_1-Pflanzen, trat Spaltung auf in 795 dunkelblau mit Adern, flach, blaue Staubbeutel und braune Samen und 199 weiss, gekräuselt, gelbe Staubbeutel und gelbe Samen.

9*b*. **Gekräuselt weiss × dunkelblau.**

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 15.

F_1 bestand aus 31 Pflanzen, alle Blüten waren flach, dunkelblau mit Adern, die Staubbeutel blau, und die Samen braun.

F_2, die Nachkommenschaft der gesamten F_1-Planzen, bestand aus 517 Individuen blau mit Adern, flach, blaue Staubbeutel, braune Samen und 119 Individuen weiss, gekräuselt, mit gelben Staubbeuteln und gelben Samen.

10. **Ägyptisch blau × gekräuselt weiss** und reziprok.

Diese beiden Varietäten wurden zwar reziprok gekreuzt, aber die F_2-Nachkommen wurden in einigen Kulturen nicht getrennt gehalten. Weil aber in denjenigen Fällen, wo dies wohl geschah dieselben Resultate erhalten wurden, können alle Beobachtungen ohne weiteres zusammen betrachtet werden. Die Anzahl der Kreuzungen betrug für ägyptisch blau × gekräuselt weiss 20, für die reziproke Kreuzung 12; die Anzahl der F_1-Pflanzen war für erstere 30, für die zweite 12. Alle F_1-Pflanzen hatten flache Kronblätter, dunkelblau mit Adern, blaue Staubbeutel und braune Samen.

F_2, in verschiedenen Jahren gezüchtet, bestand zusammen aus 1554 dunkelblau mit Adern, 424 weiss.

Von den blaublühenden F_2-Pflanzen wurden 43 weiter kultiviert.

13 von diesen erwiesen sich als konstant und gaben nur Nachkommen mit dunkelblauen Blüten mit Adern zusammen 234 Individuen. Hiervon gaben 7 eine F_4 ebenfalls dunkelblau mit Adern in allen 163 Individuen.

Die 30 übrigen F_2-Pflanzen spalteten wieder zusammen in 804 dunkelblau mit Adern und 204 weiss.

Von 26 dieser blauen F_3 wurde F_4 gezüchtet. Es ergab sich dabei, dass 8 derselben nur blaue Nachkommen lieferten, zusammen 312 Individuen, während 18 wieder spalteten in 748 dunkelblau mit Adern und 172 weiss.

Die weissen F_2-Pflanzen lieferten nur weisse Nachkommen. 27 weisse F_2-Individuen gaben 741 weisse F_3-Pflanzen, 25 von diesen lieferten eine F_4 von 600 weissen und 2 F_4-Pflanzen gaben wieder 38 weisse F_5-Individuen.

In allen Generationen hatten die blaublühenden Pflanzen flache Kronblätter mit Adern, blaue Staubbeutel und braune Samen; die weissblühenden gekräuselte Kronblätter, gelbe Staubbeutel und gelbe Samen.

11*a*. **Weiss × gekräuselt weiss.**

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 10.

F_1 bestand aus 79 Individuen.

Die Blüten dieser F_1-Pflanzen waren nicht weiss, sondern blau gefärbt, durch das Fehlen der Adern scheinbar etwas heller und weniger violett als die des gewöhnlichen Leins. Sie stimmten in ihrer Farbe mit den Blüten der F_1-Pflanzen aus den Kreuzungen weiss mit hellblau und weiss mit dunkelblau überein. Die Kronblätter waren flach, die Staubbeutel blau und die Samen braun.

11*b*. **Gekräuselt weiss × weiss.**

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 8.

F_1 bestand aus 58 Individuen, mit blauen Blüten, welche denjenigen der reziproken Kreuzung gleich waren.

Bei beiden Kreuzungen trat in F_2, welche von der gesamten F_1 stammte, in der nämlichen Weise Spaltung auf. Die Nachkommen beider werden deshalb im folgenden

zusammen betrachtet werden. Die zweite Generation zeigte fünf Phaenotypen. Auser den beiden weissblühenden P-Varietäten und den mit F_1 übereinstimmenden blauen ohne Adern mit flachen Kronblättern, blauen Staubbeuteln und braunen Samen traten noch zwei andere Formen auf, nämlich: eine dunkelblaue mit Adern, mit flachen Kronblättern, blauen Staubbeuteln und braunen Samen, vollkommen mit dem gewöhnlichen Lein übereinstimmend und ein neuer Phaenotypus nämlich eine weisse Form mit flachen Kronblättern, aber mit gelben Staubbeuteln und gelben Samen. Das Zahlenverhältnis der fünf Phaenotypen war: dunkelblau mit Adern, Kronblätter flach, Staubbeutel blau, Samen braun 213; dunkelblau ohne Adern, Kronblätter flach, Staubbeutel blau, Samen braun 397; weiss, Kronblätter flach, Staubbeutel blau, Samen braun 203; weiss, Kronblätter gekräuselt, Staubbeutel gelb, Samen gelb 167; weiss, Kronblätter flach, Staubbeutel gelb, Samen gelb 74.

Das Verhalten in F_3 war sehr verwickelt. Einer der fünf F_2-Phaenotypen gab eine konstante Nachkommenschaft; von drei anderen Phaenotypen spalteten einige der Individuen wohl in F_3 andere dagegen nicht und vom fünften Phaenotypus spalteten zwar alle F_2-Individuen in F_3, aber ein Teil derselben in der einen, die übrigen in einer anderen Weise.

Zwei der vier untersuchten Individuen mit dunkelblauen Blüten mit Adern, mit blauen Staubbeuteln und braunen Samen spalteten nicht. Diese gaben eine F_3 von zusammen 409 Pflanzen, welche mit den beiden F_2-Pflanzen übereinstimmten. Die zwei anderen spalteten, zusammen in 60 dunkelblau mit Adern, Kronblätter flach, Staubbeutel blau, Samen braun und 21 weiss, Kronblätter gekräuselt, Staubbeutel gelb, Samen gelb.

Von 6 F_2-Individuen dunkelblau ohne Adern, mit flachen Kronblättern, blauen Staubbeuteln und gelben

Samen wurde F_3 gezüchtet. Fünf derselben spalteten sich wie F_1 in 5 Phaenotypen: 31 dunkelblau mit Adern, Kronblätter flach, Staubbeutel blau, Samen braun; 63 dunkelblau ohne Adern, flache Kronblätter, Staubbeutel blau, Samen braun; 34 weiss, flach, blaue Staubbeutel, braune Samen; 23 weiss, gekräuselt, gelbe Staubbeutel, gelbe Samen und 9 weiss, flach, gelbe Staubbeutel, gelbe Samen.

Die andere spaltete in drei Phaenotypen: dunkelblau mit Adern, flach, Staubbeutel blau, Samen braun 4; dunkelblau ohne Adern, flach, Staubbeutel blau, Samen braun 8; weiss, flach, blaue Staubbeutel, braune Samen 2.

Von den weissen F_2-Pflanzen spaltete der Phaenotypus mit flachen Kronblättern, gelben Staubbeuteln und gelben Samen nicht. Sieben dieser Pflanzen gaben eine mit denselben übereinstimmende F_3 von zusammen 402 Individuen.

Von den beiden anderen weissen F_2-Phaenotypen spalteten einige Individuen und andere züchteten rein.

Von 45 weissen F_2-Individuen mit flachen Kronblättern, blauen Staubbeuteln und braunen Samen gaben 18 nur dergleiche Nachkommen, zusammen 1317 Pflanzen.

Die 27 anderen spalteten zusammen in 1271 weiss, flache Kronblätter, blaue Staubbeutel und braune Samen und 361 weiss, gekräuselte Kronblätter, gelbe Staubbeutel und gelbe Samen.

23 F_2-Individuen weiss, gekräuselt, gelbe Staubbeutel und gelbe Samen lieferten eine F_3. Hiervon gaben 7 nur Individuen wie die F_2-Mutterpflanzen, zusammen 395. Die 16 anderen spalteten alle in weiss, mit gekräuselten Kronblättern, gelben Staubbeuteln und gelben Samen und weiss, mit flachen Kronblättern, gelben Staubbeuteln und gelben Samen. Die Anzahl dieser zwei Phaenotypen wurde nicht jede für sich bestimmt, nur die Anzahl von beiden zusammen und diese betrug 781.

KAPITEL II.

Die Faktoren für die Blütenfarbe.

Aus den im vorigen Kapitel mitgeteilten Beobachtungen ist es nun möglich die genotypische Zusammensetzung der verschiedenen Varietäten in bezug auf die hier angeführten Merkmale zu bestimmen. Ich werde aber zuerst nur das Verhalten der Blütenfarbe besprechen um daraus das Vorhandensein verschiedener Faktoren abzuleiten. Die übrigen Merkmale, die Farbe der Staubbeutel und der Samen, das Flach- oder Gekräuseltsein der Kronblätter, die mittlere Anzahl der Samen pro Frucht und die Keimungsfähigkeit der Samen werden erst später behandelt werden.

Bei den Kreuzungen zwischen dem gewöhnlichen Lein, dem ägyptischen Lein und *L.crepitans*, welche alle drei dunkelblaue, in Farbe äusserlich miteinander übereinstimmende Blüten haben, zeigten auch alle Nachkommen diese Blütenfarbe. Im ganzen wurden von den 3 verschiedenen reziprok ausgeführten Kreuzungen (1*a*, 1*b*, 2*a*, 2*b*, 3*a*, 3*b*, S. 222—223) 3339 Individuen der 1. 2. 3. 4. und 5. Generation wahrgenommen und alle diese stimmten in ihrer Blütenfarbe mit den P-Varietäten überein. Bei der Kreuzung trat keine andere Blütenfarbe auf, weder dunkler noch heller gefärbte, noch weisse Blumen kamen vor. Hieraus geht hervor, dass der Faktor oder die Faktoren, welche die Blütenfarbe bedingen, bei diesen drei Varietäten die nämlichen sind.

Eine dieser Varietäten und zwar der gewöhnliche dunkelblaue Lein mit dem hellblauen gekreuzt (4*a*, 4*b*, S. 224) gab in F_1 die dunkelblaue P-Varietät, und in F_2 Spaltung in den beiden P-Formen. Während die hellblauen in F_3 nicht wieder spalteten, trat bei den dunkelblauen bei einigen Individuen Spaltung auf, bei anderen nicht. Nach den oben mitgeteilten Beobachtungen war das Zahlenverhältnis der hellblauen und dunkelblauen Individuen bei der Spaltung; 40 : 114; 61 : 169 und 13 : 37, das ist ungefähr wie 1 : 3. Hieraus ergibt sich, dass es sich bei dieser Kreuzung um eine monohybride Spaltung handelt. Die eine Varietät besitzt somit einen einzigen Faktor für Blütenfarbe mehr als die andere, und es liegt auf der Hand anzunehmen, dass dieses beim dunkelst gefärbten, also beim dunkelblauen Lein der Fall ist. Weil aber die andere der beiden gekreuzten Varietäten, nämlich der hellblaue Lein auch gefärbte Blüten hat, muss auch dieser ein oder mehrere Faktoren für Blütenfarbe besitzen. Dieser Faktor oder Faktoren welche im hellblauen Lein vorkommen, sind also auch im dunkelblauen vorhanden. Hiervon wird später die Rede sein. Der dunkelblaue Lein aber besitzt ausserdem noch einen Faktor, welcher mit den anderen zusammen die dunklere Farbe verursacht. Ich werde diesen im dunkelblauen, aber nicht im hellblauen Lein vorkommenden Faktor A nennen.

Nun fragt es sich, ob A im stande ist für sich allein also ohne Anwesenheit anderer Faktoren, blaue Blütenfarbe zu bedingen, oder ob A nur die von anderen Faktoren verursachte Farbe intensifizieren kann.

Um dieses zu entscheiden ist es nötig erst die genotypische Zusammensetzung der weissblühenden Varietäten zu studieren.

Bei der Kreuzung des hellblauen Leins mit dem weiss blühenden gewöhnlichen Lein (5*a*, 5*b*, S. 224) zeigten, wi beschrieben, die Blüten der ersten Generation eine Farbe

welche entschieden dunkler war als die des hellblauen Leins und in F_2 und F_3 traten Individuen auf mit Blumen, welche in ihrer Farbe vollkommen mit der des dunkelblauen Leins übereinstimmten. Hieraus geht hervor, dass im weissen Lein ein Faktor vorhanden ist, der mit den des hellblauen zusammen die dunklere Farbe bedingt. In dieser Hinsicht stimmt dieser im weissen Lein vorkommende Faktor mit dem Faktor A des dunkelblauen Leins überein. Und dass es indertat der Faktor A ist der im weissen Lein vorkommt, beweist die Kreuzung dieses Leins mit dem dunkelblauen. Denn wäre der Faktor des weissen Leins ein anderer als A, so würden bei dieser Kreuzung in F_2 Individuen entstehen, denen sowohl dieser Faktor als auch A fehlten und welche nur den Faktor des hellblauen Leins besässen. Es würden also in F_2 Pflanzen mit hellblauen Blüten, mit denjenigen der hellblauen Varietät übereinstimmend, vorkommen müssen. Dem ist aber nicht so, wie die oben beschriebenen Beobachtungen der Kreuzung dunkelblau × weiss (7, S. 227) und weiss × ägyptisch blau (8, S. 228) lehren. Individuen mit hellblauen Blüten wurden nicht gebildet. Es ergibt sich also, dass der im dunkelblauen Lein, im ägyptischen Lein und in *L. crepitans* vorkommende Faktor A auch im weissen Lein vorhanden ist. Hieraus geht aber ohne weiteres hervor, dass dieser Faktor A für sich keine blaue Farbe verursacht. A ist ein Verstärkungs- oder Intensitätsfaktor, der nur eine schon vorhandene Farbe intensifizieren kann.

Das Vorkommen derartiger Faktoren ist schon durch andere Untersucher gezeigt worden u. m. von Miss Wheldale[1]) und Baur[2]) bei *Antirrhinum majus;*

[1]) M. Wheldale, Die Vererbung der Blütenfarbe bei *Antirrhinum majus*. Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererbungslehre, Bd. 3, 1910, S. 321.

[2]) E. Baur, Vererbungs- und Bastardierungsversuche mit *Antirrhinum*. Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererbungslehre, Bd. 3, 1910, S. 34.

von East[1]) bei *Zea Mais;* von Castle[2]) und Punnett[3]) bei Kaninchen und von Miss Durham[4]), Plate[5]) und Hagedoorn[6]) bei Mäusen.

Auch bei der Kreuzung zwischen dem hellblauen und dem gekräuselten weissen Lein (6, S. 226) hatten alle F_1-Individuen und ein Teil der zweiten und der dritten Generation dunkler gefärbte Blumen als der hellblaue Lein. Im gekräuselten weissen Lein kommt also, ebenso wie im gewöhnlichen weissen, ein Faktor vor der die hellblaue Farbe dunkler macht. Dass auch dieser der Faktor A ist, wird durch die Kreuzungen des gekräuselten weissen Leins mit dem dunkelblauen (9*a*, 9*b*, S. 229) und mit dem ägyptischen (10, S. 229) bewiesen. Bei keiner dieser Kreuzungen kamen unter den 1374 und 3857 blaublühenden Individuen verschiedener Generationen hellblau gefärbte vor, was wohl der Fall sein müsste, wenn der gekräuselte weisse Lein nicht A sondern einen anderen Verstärkungsfaktor besässe.

Die beiden weissblühenden Varietäten besitzen somit den nämlichen Faktor A. Dennoch unterscheiden sie sich voneinander in ihrer genotypischen Zusammensetzung

---

[1]) E. M. East, The Mendelian notation as a description of physiological facts. American Naturalist, Vol. XLVI, 1912, S. 655.

[2]) Nach W. Johannsen, Elemente der exacten Erblichkeitslehre, 2. Ausg. 1913, S. 531. Die ursprüngliche Arbeit von Castle stand mir nicht zur Verfügung.

[3]) R. C. Punnett, Inheritance of coat-colour in Rabbits. Journ. of Genitics, Vol. II, 1912, S. 221.

[4]) F. M. Durham, A preliminary account of the inheritance of coat-colour in mice. Rep. IV, Evolution Committee, R. Soc. 1908.

[5]) L. Plate, Die Erbformeln der Farbenrassen von Mus Musculus. Zool. Anzeiger, Bd. 35, 1910, S. 634.

[6]) A. L. Hagedoorn, The genitic factors in the development of the housemouse, which influence the coat-colour. Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererbungslehre, Bd. 6, 1911, S. 97.

für Blütenfarbe. Dieses ergibt sich aus der gegenseitigen Kreuzung (11*a*, 11*b*, S. 230). Alle F_1-Pflanzen und ein Teil von F_2 und F_3 zeigten nicht weisse, sondern blaue Blumen. Hieraus geht hervor, dass jede der beiden weissen Varietäten einen oder mehrere Faktoren besitzt, welche der anderen fehlen und welche für sich keine blaue Farbe bedingen können. Nur durch das Zusammenwirken der Faktoren beider Formen wird die blaue Blütenfarbe verursacht.

Das Auftreten von gefärbten Blüten bei der Kreuzung von zwei weiss oder sehr hell gefärbten Varietäten ist zu wiederholten Malen beobachtet worden. Der erste, der eine richtige Erklärung dieser Erscheinung gab, war Correns [1]) der bei der Kreuzung von *Mirabilis Jalapa* typ. *alba* mit weissen, und *Mirabilis Jalapa* typ. *flava* mit hellgelben Blüten eine rotblühende erste Generation erhielt, die sich in F_2 spaltete. Später sind mehrere derartigen Fälle studiert worden u. m. von Miss Saunders [2]) und ebenfalls von Tschermak [3]) bei *Matthiola;* von Bateson und Punnett [4]) bei *Lathyrus odoratus;* von Miss Wheldale [5]) und auch von Baur [6]) bei *Antirrhinum majus;* von Shull [7]) bei *Melandrium album* und von Keeble und Miss Pellew [8]) bei *Primula sinensis.*

---

[1]) C. Correns, Über Bastardierungsversuche mit *Mirabilis*-Sippen. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 20, 1902, S. 594.

[2]) E. R. Saunders, Rep. Evolution Committee, R. Soc. London, Rep. I, 1902, S. 45.

[3]) E. von Tschermak, Die Theorie der Kryptomerie und des Kryptohybridismus. Beih. Bot. Centralbl. Bd. 16, 1904, S. 21.

[4]) W. Bateson, Mendels Principles of Heridity. 1909, S. 89.

[5]) M. Wheldale, Flower colour in *Antirrhinum majus.* Proc. R. Soc. Bd. 79, 1907, S. 296.

[6]) E. Baur, Vererbungs- und Bastardierungsversuche mit *Antirrhinum.* Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererbungslehre, Bd. 3, 1910, S. 76.

[7]) G. H. Shull, The primary color-factors of *Lychnis* and color-inhibitors of *Papaver rhoeas.* Botan. Gaz. Vol. LIV, 1912, S. 120.

[8]) Fr. Keeble and Miss C. Pellew, White flowered varieties of *Primula sinensis.* Journ of Genetics, Vol. I, 1910/1911, S. 5.

Aus den Beobachtungen geht nun weiter noch hervor, dass jede der beiden weissen Varietäten ausser A nur einen einzigen und nicht mehrere, die Blütenfarbe bedingenden Faktoren besitzt. In F_2 betrug nämlich die Gesamtanzahl der weissblühenden Individuen 444 und die der blaublühenden 610. Wie später mitgeteilt werden soll, ist die Anzahl der weissen infolge gewisser bekannter Ursachen geringer als sein konnte. Wird diesem Defizit Rechnung getragen so ergibt sich, dass das Verhältnis der weissen und blauen am besten mit dem theoretischen Verhältnis 7 : 9 übereinstimmt. Dieses Verhältnis nun kommt bei dihybrider Spaltung vor, wenn dabei das betreffende Merkmal nur auftritt beim gleichzeitigen Vorhandensein beider Faktoren. Die beiden weissen Varietäten besitzen somit ausser A, jede noch einen einzigen Faktor. Ich werde denjenigen des gewöhnlichen weissen Leins mit B, den des gekräuselten weissen mit C bezeichnen.

Weil nun bei der Kreuzung dieser beiden weissen Formen in F_2 Individuen auftreten, welche in ihrer Blütenfarbe vollkommen mit der des dunkelblauen Leins übereinstimmen, liegt die Vermutung nahe, dass die Blütenfarbe des dunkelblauen Leins verursacht wird durch das Vorhandensein der Faktoren B und C zusammen mit A, und durch letzteren intensifiziert. Diese Vermutung wird bestätigt durch die Beobachtungen bei den Kreuzungen des dunkelblauen und des ägyptischen Leins mit dem weissen (7, 8, S. 227 und 228) und mit dem gekräuselten weissen (9*a*, 9*b*, 10, S. 229) gemacht. Das Zahlenverhältnis der weiss- und blaublühenden Individuen in F_2 und nachfolgenden Generationen war: für dunkelblau × weiss (7, S. 227) 163 : 502; für weiss × ägyptisch blau (8, S. 228) 207 : 644; also für beide Kreuzungen ungefähr wie 1 : 3. Für dunkelblau × gekräuselt weiss und reziprok (9*a*, 9*b*, S. 229) zusammen wurden beobachtet 318 weissen und 1312 blauen und für ägyptisch blau × ge-

kräuselt weiss und reziprok (10, S. 229) zusammen 800 weissen und 3106 blauen.

Für diese beiden letzteren Kreuzungen stimmen die Zahlen nicht mit dem theoretischen Verhältnis 1 : 3 überein. Die Anzahl der weissen ist dafür zu gering. Früher [1]) habe ich aber nachgewiesen, dass es sich hier dennoch um eine monohybride Spaltung handelt, weil durch die geringere Lebensfähigkeit der Gametenkombination von weiss mit weiss ein Defizit an weissen entsteht. Infolge dieser geringeren Lebensfähigkeit wird erstens in den Früchten der heterozygotischen Pflanzen eine verhältnismässig geringere Anzahl Samen für weissblühende Pflanzen gebildet und zweitens haben die Samen, aus welchen weissblühende Pflanzen hervorgehen würden, eine geringere Keimungsfähigkeit. Das aus dem Unterschied in der mittleren Samenanzahl pro Frucht und in der Keimungsfähigkeit der Samen für den ägyptischen und den gekräuselten weissen Lein berechnete Defizit stimmte vollkommen mit dem beobachteten überein. Durch diese Untersuchungen ist also bewiesen, dass auch bei den Kreuzungen des dunkelblauen und des ägyptischen Leins mit dem gekräuselten weissen Spaltung nach dem theoretischen Zahlenverhältnis 1 : 3 stattfindet.

Nehmen wir nun an, dass die Blütenfarbe des dunkelblauen und des ägyptischen Leins nicht durch die Faktoren B und C verursacht wird, sondern durch einen anderen Faktor, so würde bei Kreuzung mit einer der weissen Varietäten das Verhältnis der weiss- und blaublühenden Individuen in F_2 7 : 9 sein. Besässen der dunkelblaue und der ägyptische Lein nicht einen einzigen, sondern zwei andere Faktoren als B und C und gäben

---

[1]) Die Erklärung einer scheinbaren Ausnahme der Mendelschen Spaltungsregel. Rec. d. Trav. bot. Néerl. Vol. XI, 1914, S. 54 und The explanation of an apparent exception to Mendel's law of segregation. Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, Vol. XVI, 1914, S. 1021.

diese Faktoren nur zusammen vorhanden die blaue Blütenfarbe, so würde das Verhältnis der weissen und blauen in F_2 bei den genannten Kreuzungen wie 1 : 1 sein. Nur wenn im dunkelblauen und im ägyptischen Lein die Faktoren B und C vorkommen, würde das Verhältnis in Übereinstimmung mit den Beobachtungen in F_2 1 : 3 sein. Es ergibt sich also, dass die blaue Blütenfarbe der genannten Varietäten von den Faktoren B und C bedingt wird, während A diese Farbe intensifiziert.

Aus den Beobachtungen hat sich jetzt ergeben, dass die genotypische Zusammensetzung des dunkelblauen Leins, des ägyptischen Leins und von *L. crepitans* AABBCC ist. Für den hellblauen Lein ist die Formel BBCC, für den weissen AABB und für den gekräuselten weissen AACC. Ich lasse hier die vielleicht noch in allen Varietäten vorhandenen nämlichen Faktoren für Blütenfarbe, wie auch den grossen Rest, das X, ausser Betrachtung.

Die verschiedenen Kreuzungen lehren aber noch einiges über die Wirkung der drei Faktoren in bezug auf die Blütenfarbe. Wie oben (5*a*, 5*b*, S. 224) beschrieben wurde, zeigt die erste Generation der Kreuzung hellblau mit weiss, A*a*BBC*c*, dunkelblaue Blüten ohne Adern; d. h. die Nerven der Kronblätter sind nicht wie bei den blaublühenden Lein-Formen dunkler gefärbt als die Intervenia, sondern die ganze Spreite ist einfarbig. Die F_1 von hellblau und gekräuselt weiss, A*a*B*b*CC (6, S. 226) dagegen ist dunkelblau mit Adern.

Der nämliche Unterschied findet sich bei den F_1-Pflanzen von weiss mit dunkelblau (7, S. 227) und von gekräuselt weiss mit dunkelblau (9*a*, 9*b*, S. 229). Bei ersteren, AABBC*c*, fehlen die dunklen Adern in den Kronblättern, bei letzteren AAB*b*CC dagegen sind sie vorhanden.

Bei der Vergleichung der genotypischen Zusammensetzung dieser vier ersten Generationen ergibt sich, dass in denjenigen Fällen worin C heterozygotisch vorkommt,

die Adern fehlen, während dieselben vorhanden sind bei denjenigen Individuen, welche C homozygotisch enthalten. In Übereinstimmung hiermit zeigt auch die F_1-Hybride der beiden weissen Varietäten AABbCc (11*a*, 11*b*, S. 230) keine Adern. Hieraus geht hervor, dass die Farbe der Intervenia und die der Adern zwei verschiedene Merkmale sind, welche in verschiedener Weise von dem hetero- oder homozygotischen Vorhandensein von C abhängig sind. Die Beobachtungen könnten nun auch die Meinung hervorrufen, dass C nicht ein einziger Faktor ist, sondern dass hier zwei voneinander unabhängige Faktoren vorliegen, ein Faktor der die Farbe der Adern und ein anderer der die Farbe der Intervenia bedingt, während ersterer nur homozygotisch vorhanden die dunklere Farbe der Adern verursacht. Dem ist aber nicht so. Denn bei den Kreuzungen des weissen Leins mit den blaublühenden Varietäten und mit dem gekräuselten weissen treten keine Individuen mit blauen Kronblättern aber ungefärbten Adern auf, und auch keine mit weissen Kronblättern und blauen Adern.

Auch wäre es denkbar, dass der eine von den zwei Faktoren die Farbe der Adern bedinge, der andere die Farbe der ganzen Spreite, d. h. Intervenia samt Adern. Es ergibt sich aber aus den Kreuzungen, dass auch dieses nicht der Fall ist, denn es werden wie gesagt keine Individuen mit weissen Blüten und blauen Adern gebildet. Der Faktor C besteht somit nicht aus zwei voneinander unabhängigen Faktoren, sondern er ist ein einziger Faktor, der homozygotisch vorhanden in verschiedenen Teilen der Kronblattspreite eine Farbe von verschiedener Intensität bedingt.

Weiter lehrt die Vergleichung der F_1-Hybriden verschiedener Kreuzungen noch einiges über die Faktoren A und B.

Die Blüte der ersten Generation von dunkelblau mit

gekräuselt weiss, AAB*b*CC (9*a*, 9*b*, S. 229) ist dunkelblau mit Adern, vollkommen übereinstimmend mit der des gewöhnlichen dunkelblauen Leins AABBCC, obgleich B in ersterer heterozygot, in der letzteren homozygot vorkommt.

Es macht also keinen Unterschied ob B ein oder zwei Mal vorhanden ist.

Weiter stimmt die Hybride A*a*B*b*CC von hellblau mit gekräuselt weiss (6, S. 226) mit AAB*b*CC von dunkelblau mit gekräuselt weiss in der Blütenfarbe überein, obgleich hier A im ersteren heterozygot, im letzteren homozygot ist. Der Faktor A verursacht also schon wenn heterozygot vorhanden die stärkste Verdunkelung der Blütenfarbe.

Während es, wie oben gezeigt wurde, für C einen Unterschied macht ob derselbe hetero- oder homozygot vorkommt, ergibt sich somit, dass dieses bei den Faktoren A und B nicht der Fall ist.

KAPITEL III.

Die Wirkung der Faktoren für die Blütenfarbe auf andere Merkmale.

Mit Hilfe der Beobachtungen sind die drei Faktoren A, B und C nachgewiesen worden und es hat sich ergeben, dass weder A noch B noch C für sich allein blaue Blütenfarbe bedingt. Diese wird nur verursacht wenn B und C zusammen vorhanden sind. Die durch diese beiden Faktoren hervorgerufene Farbe ist hellblau, ist auch A noch anwesend, so ist die Farbe dunkelblau.

Bis jetzt war von diesen Faktoren nur in bezug auf die Farbe der Blüte die Rede. Aus den Beobachtungen geht aber hervor, dass noch andere Merkmale von dem etwaigen Vorhandensein derselben Faktoren abhängig sind. Es sind Merkmale der Kronblätter, dieselben können flach oder gekräuselt sein und weiter sind es die Farbe der Staubbeutel, die Farbe der Samen, die mittlere Anzahl der Samen pro Frucht und die Keimungsfähigkeit der Samen. Der dunkelblaue Lein, der ägyptische Lein, *L. crepitans*, der hellblaue und der gewöhnliche weisse Lein haben alle flache Kronblätter, blaue Staubbeutel und braune Samen und alle Nachkommen der Kreuzungen zwischen diesen Varietäten zeigen auch diese Merkmale (1*a*, 1*b*, 2*a*, 2*b*, 3*a*, 3*b*, 4*a*, 4*b*, 5*a*, 5*b*, 7, 8, S. 222—228). Was die mittlere Anzahl der Samen pro Frucht und die Keimungsfähigkeit der Samen betrifft, diese Merkmale zeigen bei den genannten Varietäten und deren durch Kreuzung erhaltenen Nachkommen keine nennenswerten Unterschiede.

Beim gekräuselten weissen Lein sind die Kronblätter gekräuselt mit nach oben eingerollten Seitenrändern, die Farbe der Staubbeutel und der Samen ist gelb, während die mittlere Anzahl der Samen pro Frucht und die Keimungsfähigkeit der Samen eine geringere ist als bei allen anderen untersuchten Varietäten.

Die Kreuzung dieser Varietät mit den anderen mit flachen Kronblättern, blauen Staubbeuteln und braunen Samen und mit grösserer mittlerer Anzahl der Samen pro Frucht und grösserer Keimungsfähigkeit der Samen lehrt, dass zwischen diesen Merkmalen und der Blütenfarbe ein Zusammenhang besteht. Zuerst wird das Verhalten der Farbe der Staubbeutel und der Samen behandelt werden.

Bei der Kreuzung des hellblauen Leins mit dem gekräuselten weissen (6, S. 226) zeigen alle Nachkommen, welche blaue Blüten haben, blaue Staubbeutel und braune Samen und alle die weissblühenden Nachkommen haben gelbe Staubbeutel und gelbe Samen. Individuen mit blauen Blüten, gelben Staubbeuteln und gelben Samen, oder mit weissen Blüten, blauen Staubbeuteln und braunen Samen kamen unter den 2228 untersuchten Pflanzen der 1. 2. und 3. Generation nicht vor.

Das nämliche gilt für die Kreuzungen des gekräuselten weissen Leins mit dem dunkelblauen (9*a*, 9*b*, S. 229) und mit dem ägyptischen (10, S. 229). Auch hier zeigte die sehr grosse Anzahl der Nachkommen verschiedener Generationen, nämlich 1692 für die erste, 6036 für die zweite Kreuzung, immer entweder blaue Blüten mit blauen Staubbeuteln und braunen Samen oder weisse Blüten mit gelben Staubbeuteln und gelben Samen. Hieraus geht hervor, dass die Merkmale auch bei der Kreuzung in einer nämlichen Gruppe zusammenbleiben, wie sie in den P-Varietäten vereinigt vorkommen. Weil die Merkmale einer Gruppe nicht getrennt werden, müssen diese Merkmale zusammen durch das Vorhandensein oder das Fehlen desselben Faktors

oder derselben Faktoren verursacht werden. Nun ist oben gezeigt worden, dass die blaue Blütenfarbe nicht durch einen einzigen, sondern durch zwei voneinander unabhängige Faktoren B und C bedingt wird. Es fragt sich also, ob die Farbe der Staubbeutel und der Samen von diesen beiden Faktoren oder nur von einem der beiden abhängig ist. Die Vergleichung der beiden weissblühenden Varietäten gibt hier Aufschluss. Der gewöhnliche weisse Lein hat, obgleich derselbe weisse Blüten trägt, dennoch blaue Staubbeutel und braune Samen im Gegensatz zum gekräuselten weissen Lein. Nun besitzt der gewöhnliche weisse Lein den Faktor B, der gekräuselte weisse den Faktor C und es ergibt sich also, dass es der Faktor B ist, welcher zugleich die Farbe der Blüte und die der Staubbeutel und Samen bedingt. Auch alle sonstigen Beobachtungen sind hiermit in Übereinstimmung. Durch das Fehlen von C im weissen Lein ist bei diesem die Blüte weiss, obgleich die Staubbeutel blau und die Samen braun sind und alle blaublühenden Individuen zeigen, weil darin beide Faktoren für Blütenfarbe vorhanden sind, also auch B, blaue Staubbeutel und braune Samen. Den weissblühenden Individuen ohne B ebenso wie dem gekräuselten weissen Lein fehlt mit B auch die blaue Farbe der Staubbeutel und die braune der Samen und demzufolge sind dieselben gelb.

Es zeigt sich also, dass die blaue Farbe der Blüte und die blaue Farbe der Staubbeutel in genotypisch verschiedener Weise verursacht werden. Für das Auftreten blauer Blütenfarbe sind die beiden Faktoren B und C notwendig, die blaue Farbe der Staubbeutel ebenso wie die braune Farbe der Samen sind unabhängig vom Vorhandensein oder Fehlen von C und werden von nur einem einzigen Faktor, dem Faktor B bedingt.

Jetzt muss untersucht werden in welchem Zusammenhang das Flach- oder Gekräuseltsein der Kronblätter mit den

anderen Merkmalen steht. Von den verschiedenen Lein-Varietäten hat nur eine der beiden weissblühenden Formen gekräuselte Kronblätter, bei allen anderen sind sie flach. Bei der Kreuzung dieses gekräuselten weissen Leins mit den blaublühenden Varietäten d.h. mit dem dunkelblauen und dem ägyptischen Lein, mit *L.crepitans* und mit dem hellblauen Lein zeigen alle weissen Nachkommen ohne Ausnahme gekräuselte Kronblätter und alle blauen flache. Die Erklärung dieser Erscheinung liegt nicht sogleich auf der Hand.

Mehrere Voraussetzungen können hier gemacht werden. Es ist möglich, dass das Kraussein der Kronblätter die Folge ist von der Anwesenheit eines Faktors der im gekräuselten weissen Lein vorhanden ist. Es ist aber auch möglich, dass dieses Merkmal bedingt wird, dadurch dass dem gekräuselten weissen Lein ein Faktor fehlt der die Kronblätter flach macht und der in allen blaublühenden Varietäten und auch im anderen weissen Lein vorkommt.

In beiden Fällen ist es dann noch möglich, dass entweder der betreffende Faktor ein anderer als die schon bekannten Faktoren A, B und C ist, oder dass es ein oder mehrere dieser drei sind, welche durch ihr Vorhandensein oder durch ihr Fehlen das Gekräuseltsein bedingen.

Wir werden jetzt untersuchen, welche der vier Voraussetzungen mit den Beobachtungen übereinstimmt und dabei zuerst die beiden besprechen, worin das Gekräuseltsein nicht von einem der Faktoren A, B und C abhängig ist. Wenn das Gekräuseltsein der Kronblätter von einem im gekräuselten weissen Lein vorhandenen Faktor verursacht wird, der unabhängig van den beiden darin vorkommenden Faktoren A und C ist, so werden bei der Kreuzung dieses Leins mit den blaublühenden Varietäten, nämlich mit dem dunkelblauen und dem ägyptischen Lein, mit *L.crepitans* und mit dem hellblauen Lein nach der Spaltung blaublühende Individuen mit flachen und blaublühende mit gekräuselten

Kronblättern entstehen und ebenfalls weisse flache und weisse gekräuselte.

Auch wenn das Kraussein der Kronblätter entsteht infolge der Abwesenheit eines Faktors der das Flachsein verursacht und der von den Faktoren A, B und C unabhängig ist, werden bei der Kreuzung der blaublühenden Varietäten mit dem gekräuselten weissen Lein in F_2 flache und gekräuselte blauen und flache und gekräuselte weissen gebildet werden. Dergleiche Individuen wurden aber niemals beobachtet, die blaublühenden hatten immer flache, die weissblühenden immer gekräuselte Kronblätter.

Das Flach- oder Gekräuseltsein wird also nicht von einem anderen unabhängig mendelnden Faktor bedingt, sondern steht im Zusammenhang mit der An- oder Abwesenheit von einem oder mehreren der Faktoren A, B und C.

Es muss also jetzt versucht werden aus den Beobachtungen abzuleiten welcher dieser drei Faktoren das Gekräuseltsein verursacht und ob dieses Merkmal entsteht bei Anwesenheit des betreffenden Faktors oder dadurch, dass der Faktor das Flachsein der Kronblätter hervorruft, während bei seinem Fehlen das Gekräuseltsein auftritt. Ist letzteres der Fall und entsteht das Gekräuseltsein durch das Fehlen eines Faktors für Flachsein, so muss dieser in allen Varietäten mit flachen Kronblättern, also in allen blauen und auch in der gewöhnlich weissen vorkommen, im gekräuselten weissen Lein aber fehlen. Dieses ist der Fall mit dem Faktor B. Nur dieser fehlt im gekräuselten weissen Lein und ist in allen anderen Varietäten vorhanden. Auch alle blauen Nachkommen aller Kreuzungen besitzen B und haben flache Kronblätter und ebenfalls ist B in allen weissen Nachkommen der Kreuzungen des weissen Leins mit den verschiedenen blauen Varietäten vorhanden und alle diese haben auch flache Kronblätter. Dagegen fehlt B in allen weissen Nachkommen der Kreuzungen zwischen dem gekräuselten weissen Lein und den blau-

blühenden Varietäten und gerade alle diese zeigen gekräuselte Kronblätter.

Wie man sieht scheinen alle die genannten Beobachtungen mit der Voraussetzung, dass das Kraussein durch die Abwesenheit des Faktors B verursacht wird, im Einklang zu stehen und die Erklärung der Erscheinungen scheint einfach. Dennoch lehrt die weitere Untersuchung der Kreuzung zwischen den zwei weissen Varietäten, dass diese Annahme unrichtig ist. Bei dieser Kreuzung werden in F_2 Individuen von der genotypischen Zusammensetzung AA*bbcc* gebildet. Dieselben blühen weiss, denn B und C fehlen sogar beide, und infolge der Abwesenheit von B sind die Staubbeutel und die Samen gelb. Würde nun das Gekräuseltsein durch das Fehlen von B bedingt, so müssten diese Individuen gekräuselte Kronblätter zeigen. Sie würden phaenotypisch mit der gekräuselten weissen P-Varietät übereinstimmen und in F_2 würden nur zwei weisse Phaenotypen, nämlich die der beiden P-Formen auftreten. Die Beobachtungen zeigen aber, dass in F_2, ausser diesen beiden weissen Phaenotypen noch ein anderer weisser, nämlich ein mit flachen Kronblättern, aber gelben Staubbeuteln und gelben Samen gebildet wird. Dieser weisse spaltet nicht in F_3 und auch das Zahlenverhältnis der fünf in F_2 gebildeten Gruppen mit verschiedenem Phaenotypus beweist, dass derselbe die obengenannte Zusammensetzung hat. Ich komme später hierauf zurück. Das Auftreten von diesen weissen Individuen beweist also, dass das Gekräuseltsein dennoch nicht durch das Fehlen von B verursacht wird.

Es bleibt nun nur noch übrig anzunehmen, dass das Gekräuseltsein die Folge ist der Anwesenheit eines Faktors, welcher somit im gekräuselten weissen Lein vorhanden sein muss. Weil der Faktor A auch im anderen nicht gekräuselten weissen Lein vorkommt, kann es nicht dieser Faktor, sondern muss es der Faktor C sein, der das Merkmal verursacht.

Hiermit sind aber noch nicht alle Erscheinungen erklärt. Alle blaublühenden Individuen, sowohl Homo- als auch Heterozygoten enthalten den Faktor C und somit die Anlage für das Gekräuseltsein der Kronblätter. Dennoch sind die blauen Blüten niemals gekräuselt. Bei Anwesenheit von B kann der Faktor C sich also nicht äussern. Der Grund hierfür würde sein können, dass B, im Gegensatz zu C, ein Faktor für Flachsein wäre und dass, wenn beide zugleich vorhanden sind, B, was diese Merkmale betrifft, über C dominiere. Aber dann muss um das Auftreten der obengenannten weissen F_2-Individuen, AA*bbcc*, mit flachen Kronblättern und mit gelben Staubbeuteln und Samen zu erklären, angenommen werden, dass obgleich B ein Faktor für Flachsein ist, dennoch beim Fehlen von B, wie in diesen Individuen der Fall ist, die Kronblätter auch flach seien. Man wird dann aber zur Annahme eines Faktors geführt der bei Anwesenheit aber ebenfalls bei Abwesenheit das nämliche Merkmal bedingt und das hat keinen Sinn. Ich glaube darum aus den Beobachtungen schliessen zu können, dass das Flachsein der Kronblätter von einem oder von mehreren von B und C unabhängigen Faktoren verursacht wird, welche in allen Lein-Formen auch im gekräuselten weissen vorkommen.

Beim Vorhandensein des Faktors C und beim Fehlen von B werden die flachen Kronblätter in gekräuselte verändert. Ist aber der Faktor B ebenfalls vorhanden, so wird die äussere Manifestation von C verhindert. B wirkt also als Hemmungsfaktor auf C. In welcher Weise dieses geschieht, ist nicht bekannt; aber wir wissen zur Zeit ja auch überhaupt noch nichts von der Wirkung der Faktoren, von der vielleicht langen Reihe von Erscheinungen, welche zwischen der Anwesenheit eines Faktors und dem Auftreten des wahrnehmbaren Merkmals liegt.

Das Vorkommen bei *Linum* eines Farbenfaktors der zugleich als Hemmungsfaktor eines anderen Merkmals

auftritt, stimmt überein mit dem von Nilsson-Ehle[1]) bei Hafer wahrgenommenen Fall. Er fand bei der Kreuzung verschiedener Hafer-Sorten, dass ein Faktor zugleich die gelbe Spelzenfarbe bedingt und das Auftreten der Begrannung hemmt.

Schliesslich bleibt nun noch zu untersuchen übrig, ob die mitgeteilten Beobachtungen etwas lehren über den Zusammenhang zwischen dem Vorhandensein oder Fehlen der Faktoren A, B oder C und dem Defizit an weissblühenden Pflanzen, das bei einigen Kreuzungen in F_2 vorkommt. Wie ich oben mitteilte, entsteht das Defizit dadurch, dass infolge der geringeren Lebensfähigkeit der Gametenkombination von weiss mit weiss in Vergleichung mit den Kombinationen von weiss mit blau und von blau mit blau, eine geringere Anzahl Samen für weissblühende Pflanzen gebildet wird und dass die gebildeten eine geringere Keimungsfähigkeit haben. Es drängt sich nun die Frage auf, ob es möglich ist, nachzuweisen welcher der Faktoren A, B und C, entweder durch seine Anwesenheit oder durch sein Fehlen, diese geringere Lebensfähigkeit verursacht. Hierfür ist es nötig die verschiedenen Kreuzungen in bezug auf das Zahlenverhältnis der weissen und blauen miteinander zu vergleichen.

Die Kreuzung des gekräuselten weissen Leins mit dem ägyptischen ergab ein ansehnliches Defizit in F_2 und in den folgenden Generationen; auf 3106 blauen kamen nur 800 weissen vor, das ist im Verhältnis von 3,181 : 0,819, also mit einer Abweichung von $\pm$ 0,181, während der mittlere Fehler 0,027 ist.

---

[1]) H. Nilsson-Ehle, Über Fälle spontanen Wegfallens eines Hemmungsfaktors beim Hafer. Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererbungslehre, Bd. V, 1911, S. 1 und Über einen als Hemmungsfaktor der Begrannung auftretenden Farbenfaktor beim Hafer. Dieselbe Zeitschr. Bd. XII, 1914, S. 36.

Die Kreuzung des gekräuselten weissen Leins mit dem dunkelblauen zeigte ein verhältnismässig noch grösseres Defizit und zwar wurden auf 1312 blauen 318 weissen beobachtet. Das Verhältnis ist hier 3,22 : 0,78, die Abweichung ist ± 0,22 und der mittlere Fehler 0,043.

Das Verhalten dieser beiden Kreuzungen wurde in der früheren Mitteilung [1]) besprochen und darin wurde die Ursache des Defizits nachgewiesen.

Aus den hier mitgeteilten Beobachtungen ergibt sich weiter, dass auch bei der Kreuzung des gekräuselten weissen Leins mit dem hellblauen ein sehr grosses Defizit an weissen vorkommt. Im ganzen wurden auf 1147 blauen 321 weissen beobachtet, das ist im Verhältnis von 3,125 : 0,875, also mit einer Abweichung von ± 0,125. Für diese Anzahl beträgt der mittlere Fehler 0,045, die Abweichung ist somit ungefähr 2,8 Mal grösser.

Von den Kreuzungen mit dem anderen weissen Lein habe ich in der früheren Mitteilung diejenigen mit dem ägyptischen und mit dem dunkelblauen Lein genannt. Auch hierbei wurde ein Defizit an weissen beobachtet, das ich, obgleich es viel geringer war als bei der Kreuzung mit dem gekräuselten weissen Lein nach Analogie derselben Ursache glaubte zuschreiben zu müssen. Die Anzahl der Beobachtungen war damals gering. Eine grössere Anzahl von Beobachtungen, ausserdem von der Kreuzung dieses weissen Leins mit dem hellblauen, hat gezeigt, dass diese Auffassung unrichtig war.

Für die Kreuzung des weissen Leins mit dem gewöhnlich blauen wurden nämlich bei der ersten Beobachtung 104 blauen und 30 weissen gefunden, das ist im Verhältnis von 3,105 : 0,895 also mit einer Abweichung von ± 0,105 und mit dem mittleren Fehler von 0,15. Die späteren Beobachtungen gaben mit ersteren zusammen

---

[1]) l. c.

502 blauen und 163 weissen, das ist wie 3,019 : 0,981, mit der Abweichung ± 0,019, während der mittlere Fehler für diese Anzahl 0,067 beträgt.

Für die Kreuzung des weissen Leins mit dem ägyptischen betrugen die früher mitgeteilten Zahlen 214 blauen und 60 weissen, das ist wie 3,124 : 0,876; mit der Abweichung ± 0,124 und dem mittleren Fehler 0,104. Die gesamten Beobachtungen ergaben später 644 blauen und 207 weissen, das ist wie 3,027 : 0,973, mit der Abweichung ± 0,027 und dem mittleren Fehler 0,051. Für beide Kreuzungen ist die Abweichung bei der grösseren Beobachtungszahl nur eine sehr geringe, in beiden Fällen viel geringer als der mittlere Fehler.

Auch hier zeigt es sich wieder, dass es für Untersuchungen wie diese notwendig ist ein grosses Beobachtungsmaterial zur Verfügung zu haben. Bei geringerem können zufällige Abweichungen vorkommen, welche zu fehlerhaften Schlussfolgerungen führen können, zumal wenn die zufällig auftretenden Erscheinungen, wie im vorliegenden Falle, übereinstimmen mit denjenigen, welche wahrgenommen wurden bei einer sich auf einer sehr grossen Anzahl von Beobachtungen stützenden Untersuchung.

Jetzt stehen mir auch noch die Beobachtungen der Kreuzung des weissen Leins mit dem hellblauen zur Verfügung. Diese gaben 1040 blauen und 356 weissen, also fast rein dem theoretischen Verhältnis 3 : 1. Im allgemeinen ergibt sich somit, dass bei der Kreuzung des weissen Leins mit den blaublühenden Varietäten kein oder nur ein unbedeutendes Defizit vorkommt, im Gegensatz zum sehr grossen Defizit, das bei der Kreuzung des gekräuselten weissen Leins mit diesen blaublühenden Lein-Formen auftritt.

Wodurch wird nun die geringere Lebensfähigkeit der Gametenkombination des gekräuselten Leins verursacht? Steht dieselbe mit dem Vorkommen oder Fehlen eines oder

mehrerer der Faktoren A, B und C im Zusammenhang oder wird sie durch einen anderen unabhängigen Faktor bedingt? Wenn letzteres der Fall wäre und der gekräuselte weisse Lein ausser A und C einen Faktor besässe, der die geringere Lebensfähigkeit bedinge, so würde bei der Kreuzung mit den blaublühenden Varietäten dieser Faktor verhältnismässig bei der nämlichen Anzahl der weissen als der blauen F_2-Individuen vorhanden sein und es würden verhaltnismässig eine gleich grosse Anzahl weissen als blauen fehlen und somit kein Defizit an weissen vorkommen. Es müssen also die im gekräuselten weissen Lein vorhandenen Faktoren für die Blütenfarbe, A und C oder einer dieser beiden das Defizit verursachen. Weil aber A auch im anderen weissen Lein vorhanden ist, muss es der Faktor C sein der die Lebensfähigkeit der ihn enthaltenden Gameten vermindert. Wenn aber B zugleich vorhanden ist, wie in allen blaublühenden Individuen, so übt C keine merkbare Wirkung aus. C und B verhalten sich also in gleicher Weise der Lebensfähigkeit der Gametenkombinationen als dem Gekräuseltsein der Kronblätter gegenüber. Dass C zugleich die geringere Lebensfähigkeit der Gametenkombination und das Gekräuseltsein der Kronblätter bedingt, ist nicht ganz unbegreiflich, auch letzteres Merkmal ist vielleicht eine Störung in der Entwickelung.

Wie liegen nun die Verhältnisse bei der Kreuzung der beiden weissen Varietäten in bezug auf die genannte Wirkung der Faktoren C und B? Bei dieser Kreuzung entstehen blaublühende Individuen, welche sowohl B als auch C enthalten und weissblühende verschiedener genotypischer Zusammensetzung. Wenn nun C die geringere Lebensfähigkeit verursacht und B die Wirkung von C hemmt, so muss die Anzahl der blaublühenden Individuen ganz oder ungefähr mit der theoretischen Anzahl übereinstimmen und ebenfalls die weissblühenden ohne C mit B und die weissblühenden ohne C und ohne B, während die

weissblühenden, welche den Faktor C enthalten, ein Defizit aufweisen müssen.

Gefunden wurde 610 blauen, 203 weissen mit dem Faktor B, 74 weissen ohne B und ohne C, und 167 weissen mit dem Faktor C, während die theoretischen Verhältniszahlen sind; 9 : 3 : 1 : 3. Wie man sieht zeigen die beobachteten Verhältnisse eine grosse Übereinstimmung mit den theoretischen, nur die weissen mit dem Faktor C weisen indertat ein bedeutendes Defizit auf.

Ich hoffe die Untersuchung noch fortzusetzen und die Anzahl der Samen pro Frucht und die Keimungsfähigkeit der Samen der weissen ohne B und ohne C zu bestimmen. Sowohl die Anzahl als auch die Keimungsfähigkeit der Samen müssen, weil C fehlt nach dem oben Gesagten grösser sein als beim gekräuselten weissen Lein.

Wenn alles was in bezug auf die Faktoren B und C aus den Beobachtungen abgeleitet wurde, zusammengefasst wird, so ergibt sich, dass jeder dieser Faktoren mehrere Merkmale zugleich beeinflusst.

Der Faktor B bedingt mit C zusammen die blaue Farbe der Blüte und für sich allein die blaue Farbe der Staubbeutel und die braune Farbe der Samen, während derselbe das von C verursachte Gekräuseltsein der Kronblätter und die Verminderung der Lebensfähigkeit verhindert. Der Faktor C bewirkt mit B zusammen die blaue Blütenfarbe und für sich allein das Gekräuseltsein der Kronblätter, die geringere Lebensfähigkeit und die dunklere Farbe der Adern; letzteres Merkmal aber nur wenn er homozygot vorhanden ist.

Früher [1]) habe ich u. m. für die Samenlänge und Samenbreite von *Linum*-Varietäten nachgewiesen, dass das nämliche Merkmal von mehreren im selben Sinne wirkenden

---

[1]) Das Verhalten fluktuierend variierender Merkmale bei der Bastardierung. Rec. d. Trav. bot. Néerl. Vol. VIII, S. 201.

Faktoren bedingt werden kann. Hier handelt es sich gerade um das Entgegengesetzte; bei den nämlichen *Linum*-Varietäten kommen auch Faktoren vor, die sich zugleich in sehr verschiedenen Merkmalen manisfestieren, Merkmale welche bei blosser Betrachtung der Pflanze vollkommen unabhängig voneinander erscheinen, wie z. B. die Lebensfähigkeit, das Gekräuseltsein der Kronblätter, und die Farbe der Blüte, die der Staubbeutel und der Samen.

Besonders in der letzten Zeit sind mehrere derartigen Fälle bekannt geworden. Dabei liegt die Frage nahe, ob es sich in den betreffenden Fällen indertat um einen einzigen Faktor, eine einzige Erbeinheit handelt, oder ob ein Komplex von Anlagen vorliegt, welcher nur bei den studierten Kreuzungen ungetrennt bleibt und sich demzufolge wie ein einziger Faktor verhält. Diese Frage ist nicht leicht zu beantworten wie aus Folgendem hervorgeht. Eine der in der Einleitung genannten Varietäten hat blaue Blüten und braune Samen, aber nicht wie alle anderen blaublühenden Varietäten blaue Staubbeutel, sondern gelbe. Obgleich ich die genotypische Zusammensetzung dieser Form noch nicht bestimmt habe, vermute ich dennoch, dass die blaue Blütenfarbe durch die Faktoren B und C verursacht wird. Vorausgesetzt dass dies indertat der Fall ist, so kann die Farbe der Staubbeutel aus zwei verschiedenen Gründen fehlen. Es ist möglich, dass der Faktor B ein Komplex von Anlagen ist und dass in der genannten Varietät diesem Komplex diejenige Anlage fehlt, welche die blaue Farbe der Staubbeutel bedingt. Es ist aber auch möglich, dass B ein einziger einheitlicher Faktor ist, der in dieser Varietät vorhanden wohl die blaue Farbe der Blüte und die braune der Samen bedingen kann, aber nicht die blaue Farbe der Staubbeutel, weil andere dazu ebenfalls notwendigen Faktoren fehlen oder Faktoren vorhanden sind, welche das Auftreten dieses Merkmals verhindern. In diesem Falle ist das X, d. h. die gesamten

übrigen Faktoren der Pflanze anders als in den anderen Varietäten und demzufolge manifestiert der Faktor B sich in anderer Weise.

Ohne weiteres ist also nicht zu sagen ob die Faktoren, welche mehrere Merkmale zugleich beeinflussen, Komplexe oder einheitliche Anlagen sind. Nur durch ausgedehnte Kreuzungsversuche kann man erwarten dieses entscheiden zu können.

Von den acht homozygotischen Formen, welche in bezug auf die Faktoren A, B und C bestehen können, standen mir beim Anfang der Versuche vier zur Verfügung und zwar die beiden möglichen blaublühenden, nämlich die dunkelblaue AABBCC und die hellblaue BBCC und von den sechs weissblühenden ebenfalls zwei, die gewöhnliche weisse AABB und die gekräuselte weisse AACC. Die vier anderen weissblühenden können durch Kreuzung erhalten werden. Eine derselben aaBBcc ist dem gewöhnlichen weissen Lein phaenotypisch gleich und wurde bereits aus den Nachkommen einer F_2-Pflanze mit hellblauen Blüten ohne Adern, von der Kreuzung hellblau mit weiss stammend, isoliert. Eine andere aabbCC ist dem gekräuselten weissen Lein phaenotypisch gleich und wurde aus den Nachkommen einer F_2-Pflanze mit hellblauen Blüten mit Adern, von der Kreuzung hellblau mit gekräuselt weiss stammend, isoliert. Nur die beiden übrigen nämlich AAbbcc und aabbcc zeigen einen neuen Phaenotypus; beiden haben flache Kronblätter wie der gewöhnliche weisse Lein aber gelbe Staubbeutel und gelbe Samen wie der gekräuselte weisse. Erstere entstand bei der Kreuzung des gewöhnlichen weissen mit dem gekräuselten weissen; letztere habe ich noch nicht erhalten, diese muss aus den Nachkommen der Kreuzung der beiden weissen, aaBBcc und aabbCC. isoliert werden.

KAPITEL IV.

Der Nachweis der Übereinstimmung aller Beobachtungen mit den nach der gefundenen genotypischen Zusammensetzung der Varietäten zu erwartenden Erscheinungen.

Für den Nachweis der Faktoren A, B und C und für die Bestimmung der Wirkung derselben sind nicht alle bei den verschiedenen Kreuzungen gemachten Beobachtungen benutzt worden. Es bleibt also noch zu untersuchen übrig, ob auch die nicht gebrauchten mit den oben genannten Schlussfolgerungen im Einklang stehen. Dass dieses nicht überflüssig ist, geht aus dem im Kapitel III mitgeteilten hervor. Wie dort besprochen wurde, führten mehrere Beobachtungen zu der Auffassung, dass das Gekräuseltsein der Kronblätter durch das Fehlen von B verursacht wird; eine einzige Beobachtung aber widersprach derselben. Wurde diese Beobachtung auch in Betracht gezogen, so musste angenommen werden dass C das Merkmal bedingt.

Es ist darum notwendig, damit die Schlussfolgerungen Wert haben sollen, zu beweisen, dass alle Beobachtungen ohne Unterschied miteinander in Übereinstimmung sind. Ich werde aus diesem Grund für die verschiedenen studierten Kreuzungen die Erscheinungen, welche nach der für die Varietäten bestimmten genotypischen Zusammensetzung zu erwarten sind, mit den beobachteten vergleichen.

Für die Kreuzung des dunkelblauen Leins mit dem hellblauen ist die Formel AABBCC ~ BBCC (4*a*, 4*b*, S. 224),

die des dunkelblauen und des ägyptischen mit dem weissen Lein ist AABBCC ∾ AABB (7, 8, S. 227, 228) und die des dunkelblauen und des ägyptischen mit dem gekräuselten weissenLein ist AABBCC ∾ AACC (9*a*, 9*b*, 10, S. 229). Alle diese Kreuzungen müssen nach den Formeln der P-Varietäten monohybride Spaltung zeigen. Dieses ist indertat der Fall. Das Zahlenverhältnis der gebildeten Phaenotypen ist nahezu 1 : 3. Gerade aus diesem Verhältnis wurde mit anderen Beobachtungen zusammen die genotypische Zusammensetzung abgeleitet. Nur bei zwei Kreuzungen nämlich die des dunkelblauen und des ägyptischen mit dem weissen Lein unterscheiden die heterozygotischen blauen sich durch das Fehlen der Adern von den homozygotischen. Meine frühere [1]), auf eine sehr geringe Anzahl von Beobachtungen sich stützende Annahme, dass bei dieser Kreuzung Spaltung nach dem *Zea*-typus stattfindet, wird also durch die weitere Untersuchung bestätigt.

Die drei übrigen Kreuzungen, nämlich hellblau mit weiss, BBCC ∾ AABB; hellblau mit gekräuselt weiss, BBCC ∾ AACC und weiss mit gekräuselt weiss, AABB ∾ AACC, müssen nach den genotypischen Formeln dihybride Spaltung zeigen. Für jede dieser Kreuzungen wird jetzt untersucht werden, ob die in F_2 und F_3 beobachteten Phaenotypen und deren zahlenmässigen Verhältnisse im Einklang sind mit der für die Eltern festgestellten genotypischen Formel. Die Vergleichung der zu beobachteten Erscheinungen mit den zu erwartenden geschieht am leichtesten mittelst einer Tabelle. In der folgenden, welche sich auf die Kreuzung des hellblauen Leins mit dem weissen, BBCC ∾ AABB (5*a*, 5*b*, S. 224) bezieht, sind in der ersten Spalte die neun zu erwartenden Genotypen der F_2 mit ihren Phaenotypen und den Zahlenverhältnissen angegeben. In der zweiten Spalte sind die Phaenotypen und die Individuenzahl derselben, welche in

[1]) Rec. d. Trav. bot. Néerl. Vol. VIII, 1911, S. 264.

F_2 beobachtet wurden, verzeichnet. Die dritte Spalte zeigt das erwartete Verhalten der F_2-Genotypen in F_3; während in der vierten Spalte die sich auf F_3 beziehenden Beobachtungen zu finden sind. Alle Nachkommen dieser Kreuzung besitzen den Faktor B und müssen demzufolge blaue Staubbeutel und braune Samen zeigen, wie auch indertat der Fall war. Diese Merkmale sind darum in der Tabelle unberücksichtigt gelassen. Aus Mangel an Raum sind für die verschiedenen Blütenfarben Abkürzungen benutzt worden. Dunkelblau mit Adern ist durch d. bl. m. Ad. angedeutet, dunkelblau ohne Adern durch d. bl. o. Ad., hellblau mit Adern durch h. bl. m. Ad. und hellblau ohne Adern durch h. bl. o. Ad.

Hellblau ∾ weiss.
BBCC ∾ AABB.

F_2 erwartet.		F_2 beobachtet.	F_3 erwartet.	F_3 beobachtet.
1 AABBCC d.bl. m. Ad.	3	d.bl. m. Ad. 93	nur d.bl. m. Ad.	d.bl. m. Ad. 485
2 AaBBCC d.bl. m. Ad.			d.bl. m. Ad. 3	d.bl. m. Ad. 293
			h.bl. m. Ad. 1	h.bl. m. Ad. 102
2 AABBCc d.bl. o. Ad.	6	d.bl. o. Ad. 194	d.bl. m. Ad. 1	d.bl. m. Ad. 43
			d.bl. o. Ad. 2	d.bl. o. Ad. 74
			weiss 1	weiss 34
4 AaBBCc d.bl. o. Ad.			d.bl. m. Ad. 3	d.bl. m. Ad. 68
			d.bl. o. Ad. 6	d.bl. o. Ad. 111
			h.bl. m. Ad. 1	h.bl. m. Ad. 20
			h.bl. o. Ad. 2	h.bl. o. Ad. 44
			weiss 4	weiss 90
1 aaBBCC h.bl. m. Ad.	1	h.bl. m. Ad. 28	nur h.bl. m. Ad.	h.bl. m. Ad. 426
2 aaBBCc h.bl. o. Ad.	2	h.bl. o. Ad. 68	h.bl. m. Ad. 1	h.bl. m. Ad. 103
			h.bl. o. Ad. 2	h.bl. o. Ad. 194
			weiss 1	weiss 107
1 AABBcc weiss	4	weiss 125	nur weiss	weiss 175
2 AaBBcc weiss				
1 aaBBcc weiss				

Diese Tabelle zeigt, dass sowohl in F_2 als auch in F_3 alle die erwarteten Phaenotypen auftreten und auch keine anderen und dass die Zahlenverhältnisse im allgemeinen eine genügende Übereinstimmung mit den zu erwartenden aufweisen. Aus den gefundenen Verhältniszahlen der F_2-Phaenotypen nämlich: 93, 194, 28, 68, 125 und aus denjenigen der F_3-Gruppe welche sich wie F_2 verhält, nämlich: 68, 111, 20, 44, 90 würde man ohne weiteres nicht auf das theoretische Verhältnis 3 : 6 : 2 : 1 : 4 schliessen dürfen und Schlussfolgerungen über die Anzahl und die Wirkung der Faktoren machen. Weil aber auf anderem Wege, durch Vergleichung verschiedener Kreuzungen, die Faktoren und deren Wirkung nachgewiesen und damit das theoretische Verhältnis bestimmt wurde, glaube ich annehmen zu dürfen, dass die gefundenen Zahlen in genügender Übereinstimmung mit den theoretischen sind und dass bei der Kreuzung dieser zwei Varietäten dihybrider Spaltung auftritt.

Aus der Tabelle geht weiter hervor, dass das Zahlenverhältnis der gesamten weiss- und gesamten blaublühenden Individuen dennoch wie bei monohybrider Spaltung wie 1 : 3 sein muss. In Übereinstimmung hiermit wurden 125 weissen und 383 blauen beobachtet. Schon früher [1]) habe ich das Zahlenverhältnis der weiss- und blaublühenden Individuen in F_2 bei dieser Kreuzung besprochen und meine ersten Beobachtungen, welche 11 weissen und 28 blauen umfassten, mitgeteilt. Damals habe ich aus diesen Zahlen und aus dem Vorkommen von Individuen mit noch hellerer Blütenfarbe als die des hellblauen Leins geschlossen, dass die Spaltung nach dem *Zea*-Typus stattfände. Die hier erwähnten weiteren Versuche mit grösserem Material, die inzwischen erreichte grössere Gewandtheit in der Unterscheidung der Farbentöne, und

[1]) l. c. S. 265.

die Vergleichung mit den Resultaten anderer Kreuzungen haben aber ergeben, dass hier verwickeltere Verhältnisse vorliegen und dass es sich, obgleich die weissen und blauen sich indertat wie 1 : 3 verhalten, dennoch nicht um eine monohybride, sondern um eine dihybride Spaltung handelt.

Weil die drei verschiedenen in F_2 gebildeten weissen Genotypen nur weisse Nachkommen geben, zeigt F_3 nicht den genotypischen Unterschied derselben. Nur durch Kreuzung derselben z. B. mit dem hellblauen Lein, kann dieser Unterschied bewiesen werden. Die weissen mit der Zusammensetzung AABB*cc* und A*a*BB*cc* müssen mit hellblau gekreuzt auch dunkelblaue Nachkommen geben, der dritte weisse nämlich *aa*BB*cc*, welchem der Verstärkungsfaktor A fehlt, muss mit hellblau gekreuzt gar keine dunkelblauen liefern. Die Versuche, die weissen in dieser Weise zu trennen, sind noch nicht beendigt.

Auch für die Kreuzung des hellblauen Leins BBCC mit dem gekräuselten weissen AACC (6, S. 226) habe ich das zu erwartende und das beobachtete Verhalten der Nachkommen zweiter und dritter Generation in einer Tabelle zusammengefasst. Ausser den obengenannten Abkürzungen ist hier noch kr. weiss für gekräuselt weiss benutzt worden.

Hellblau ~ gekräuselt weiss.

BBCC ~ AACC.

F_2 erwartet.		F_2 beobachtet.	F_3 erwartet.	F_3 beobachtet.
1 AABBCC d.bl. m. Ad.	9	d.bl. m. Ad. 298	nur d.bl. m. Ad.	d.bl. m. Ad. 202
2 AaBBCC d.bl. m. Ad.			d.bl. m. Ad. 3 h.bl. m. Ad. 1	d.bl. m. Ad. 40 h.bl. m. Ad. 11
2 AABbCC d.bl. m. Ad.			d.bl. m. Ad. 3 kr. weiss 1	d.bl. m. Ad. 146 kr. weiss 46
4 AaBbCC d.bl. m. Ad.			d.bl. m. Ad. 9 h.bl. m. Ad. 3 kr. weiss 4	d.bl. m. Ad. 106 h.bl. m. Ad. 40 kr. weiss 44
1 aaBBCC h.bl. m. Ad.	3	h.bl. m. Ad. 96	nur h.bl. m. Ad.	h.bl. m. Ad. 224
2 aaBbCC h.bl. m. Ad.			h.bl. m. Ad. 3 kr. weiss 1	h.bl. m. Ad. 461 kr. weiss 140
1 AAbbCC kr. weiss	4	kr. weiss 91	nur kr. weiss	kr. weiss 267
2 AabbCC kr. weiss				
1 aabbCC kr. weiss				

Das Verhältnis der gesamten weiss- und gesamten blaublühenden Individuen in F_2 muss auch hier wie 1 : 3 sein. Gefunden wurden 91 weissen und 394 blauen. Die Anzahl der weissblühenden ist also für das Verhältnis 1 : 3 zu gering. Oben wurde aber mitgeteilt, dass hier infolge bekannter Ursachen ein Defizit an weissen vorkommt und dass wenn diesem Defizit Rechnung wird getragen das Verhältnis mit dem theoretischen 1 : 3 im Einklang steht.

Auch in F_3 ist die Anzahl der bei den Spaltungen gebildeten weissen in bezug auf das theoretische Verhältnis zu gering; besonders bei der Spaltung der hellblauen mit Adern, wo die Beobachtungszahlen grösser sind, ist das Defizit an weissen deutlich. Bei geringerem Material können Abweichungen natürlich auch dem Zufall zugeschrieben werden,

Übrigens zeigt die Tabelle, dass alle Beobachtungen mit den zu erwartenden in Übereinstimmung sind. Die Phaenotypen, welche nach der genotypischen Zusammensetzung der Eltern auftreten müssen, wurden wahrgenommen und zwar in Verhältnissen welche genügend übereinstimmen mit den theoretischen.

Schliesslich muss noch die Kreuzung der beiden weissen Varietäten AABB ∾ AACC (11, S. 230) besprochen werden. Auch dieses geschieht am leichtesten mit Hilfe einer Tabelle. Hierin sind die früher genannten Abkürzungen benutzt worden und ausserdem fl. für mit flachen Kronblättern; St. bl. für Staubbeutel blau, St. g. für Staubbeutel gelb; Sa. br. für Samen braun und Sa. g. für Samen gelb.

Weiss ∾ gekräuselt weiss.
AABB ∾ AACC.

F_2 erwartet.		F_2 beobachtet.	F_3 erwartet.	F_3 beobachtet.
1 AABBCC d.bl. m. Ad. fl. St.bl. Sa. br.	3	d.bl. m. Ad. fl. St.bl. Sa. br. 213	nur d.bl. m. Ad. fl. St.bl. Sa. br.	d.bl. m. Ad. fl. St.bl. Sa. br. 409
2 AABbCC d.bl. m. Ad. fl. St.bl. Sa. br.			d.bl. m. Ad. fl. St.bl. Sa. br. 3 weiss, kr. St.g. Sa. g. 1	d.bl. m. Ad. fl. St.bl. Sa. br. 60 weiss, kr. St. g. Sa. g. 21
2 AABBCc d.bl. o. Ad. fl. St.bl. Sa. br.	6	d.bl. o. Ad. fl. St.bl. Sa. br. 397	d.bl. m. Ad. fl. St.bl. Sa. br. 1 d.bl. o. Ad. fl. St.bl. Sa. br. 2 weiss, fl. St.bl. Sa. br. 1	d.bl. m. Ad. fl. St.bl. Sa. br. 4 d.bl. o. Ad. fl. St.bl. Sa. br. 8 weiss, fl. St.bl. Sa. br. 2
4 AABbCc d.bl. o. Ad. fl. St.bl. Sa. br.			d.bl. m. Ad. fl. St.bl. Sa. br. 3 d.bl. o. Ad. fl. St.bl. Sa. br. 6 weiss, fl. St.bl. Sa. br. 3 weiss, kr. St. g. Sa. g. 3 weiss, fl. St. g. Sa. g. 1	d.bl. m. Ad. fl. St.bl. Sa. br. 31 d.bl. o. Ad. fl. St.bl. Sa. br. 63 weiss, fl. St.bl. Sa. br. 34 weiss, kr. St. g. Sa. g. 23 weiss, fl. St. g. Sa. g. 9

F_2 erwartet.		F_2 beobachtet.	F_3 erwartet.	F_3 beobachtet.
1 AABBcc weiss, fl. St.bl. Sa. br.	3	weiss, fl. St.bl. Sa. br. 203	nur weiss, fl. St.bl. Sa. br.	weiss, fl. St.bl. Sa. br. 1317
2 AABbcc weiss, fl. St.bl. Sa. br.			weiss, fl. St.bl. Sa. br. 3	weiss, fl. St.bl. Sa. br. 1271
			weiss, fl. St. g. Sa. g. 1	weiss, fl. St. g. Sa. g. 361
1 AAbbCC weiss, kr. St. g. Sa. g.	3	weiss, kr. St. g. Sa. g. 167	nur weiss, kr. St. g. Sa. g.	weiss, kr. St. g. Sa. g. 395.
2 AAbbCc weiss, kr. St. g. Sa. g.			weiss, kr. St. g. Sa. g. 3	weiss, kr. St. g. Sa. g. [1])
			weiss, fl. St. g. Sa. g. 1	weiss, fl. St. g. Sa. g. [1])
1 AAbbcc weiss, fl. St. g. Sa. g.	1	weiss, fl. St. g. Sa. g. 74	nur weiss, fl. St. g. Sa. g.	weiss, fl. St. g. Sa. g. 402

[1]) Die Anzahl der Individuen mit diesen beiden Phaenotypen zusammen betrug 781.

Auch hier ergibt sich, dass das beobachtete Verhalten der Nachkommen in F_2 und F_3 in Übereinstimmung mit dem erwarteten ist. Die Übereinstimmung der Verhältniszahlen mit den theoretischen ist deutlich, besonders wenn man dem auch hier vorkommenden Defizit an weissen, welche den Faktor C enthalten, Rechnung trägt.

Aus der in diesem Kapitel gegebenen Übersicht geht hervor, dass alle bei den verschiedenen Kreuzungen gemachten Beobachtungen ohne Ausnahme im Einklang sind mit den oben mitgeteilten Schlussfolgerungen beziehende die Faktoren und die Wirkung derselben und dass alle Erscheinungen erklärt werden können durch die An- oder Abwesenheit der Faktoren A, B und C.

KAPITEL V.

Der genetische Zusammenhang der Varietäten.

Nachdem aus den bei den Kreuzungen gemachten Beobachtungen der genotypische Zusammenhang der untersuchten Varietäten von *Linum usitatissimum* bestimmt wurde, werde ich auch den genetischen Zusammenhang dieser Formen besprechen. Auch ohne die Kenntnis der genotypischen Formeln wird jeder überzeugt sein, dass diese Varietäten eng zusammenhangen und allgemein wird man wohl der Meinung sein, dass die hellblaue und die weissen Formen aus der dunkelblauen entstanden sind. Durch die Kreuzungsuntersuchungen der letzten Jahre wurde es möglich derartige Auffassungen in betreff der Abstammung experimentell zu prüfen und Näheres über den genetischen Zusammenhang kennen zu lernen. Durch die Untersuchung wird aber nicht immer die bestehende Auffassung bestätigt, wie aus den hier mitgeteilten Kreuzungsversuchen mit den Lein-Varietäten hervorgeht. Wenn nahe verwandte Formen, wie diese *Linum*-Varietäten, dunkel gefärbte, hell gefärbte oder weisse Blumen haben, wird man sich wohl allgemein vorstellen, dass aus der dunkelst gefärbten erst die heller gefärbte und aus dieser die weisse entstanden ist, dass die heller gefärbte somit eine Zwischenstufe bildet. Für *L. usitatissimum* ist diese Vorstellung unrichtig, wie aus der genotypischen Zusammensetzung der verschieden gefärbten Formen bewiesen werden kann. Die beiden weissen Varietäten

AABB und AACC, welche beide den Faktor A besitzen, können nicht aus der hellblauen entstanden sein, weil dieser der Faktor A fehlt. Die heller gefärbte Varietät ist also keine Übergangsform, die weissen müssen unabhängig von der hellblauen entstanden sein.

Auch zeigen die genotypischen Formeln, dass die hellblaue Varietät nicht durch Kreuzung der beiden weissen entstanden sein kann, weil alle Nachkommen dieser Kreuzung den Faktor A besitzen, während dieser nicht im hellblauen Lein vorhanden ist.

Die Tatsache, dass von der nämlichen Art zwei oder mehrere verschiedenen weissen Varietäten bestehen können, war bis vor kurzem nicht bekannt. In den letzten Jahren aber hat man mehrere Fälle gefunden und war es möglich, wie hier bei den weissen Lein-Varietäten, den genotypischen Unterschied zwischen denselben nachzuweisen.

Wie oben gesagt wurde zeigen die genotypischen Formeln, dass die weissen Varietäten nicht aus der hellblauen entstanden sind und umgekehrt die hellblaue nicht aus den weissen. Können diese Formeln nun noch Weiteres über den genetischen Zusammenhang lehren?

Wie die Beobachtungen gezeigt haben, können Individuen mit der Formel AABBCC, also Individuen von der nämlichen genotypischen Zusammensetzung als der gewöhnliche Lein, der ägyptische Lein und *L. crepitans* entstehen bei der Kreuzung der beiden weissblühenden Varietäten untereinander oder mit dem hellblauen Lein. Es ist somit möglich, dass die Formen mit dunkelblauen Blüten durch Kreuzung der genannten Varietäten entstanden sind. Aber wenn dies indertat der Fall wäre, so bliebe das Vorhandensein der drei anderen Genotypen, der hellblaue und der zwei weissen unerklärt und muss angenommen werden, dass diese unabhängig voneinander entstanden. Viel wahrscheinlicher ist die Annahme, dass die Form mit den dunkelblauen Blüten von der

genotypischen Zusammensetzung AABBCC die ursprüngliche sei und dass durch Verlust je eines der drei Faktoren die drei anderen Varietäten entstanden seien, nämlich die hellblaue durch Verlust von A, die gekräuselte weisse durch Verlust von B und die gewöhnliche weisse durch Verlust von C. Der hellblaue Lein und die beiden weissblühenden Varietäten wären dann als Verlustmutationen der dunkelblaublühenden Form zu betrachten und weil diese drei Varietäten in ihren übrigen Merkmalen fast vollkommen mit dem gewöhnlichen Lein übereinstimmen, müsste dieser als die ursprüngliche angenommen werden. Diese Auffassung ist eine durchaus befriedigende und steht im Einklang mit unserer heutigen Kenntnis von der Bildung der Varietäten.

Es hat sich also ergeben, dass im untersuchten Falle aus der durch Kreuzung bestimmten genotypischen Zusammensetzung verschiedener Varietäten derselben Art der genetische Zusammenhang dieser Varietäten, ihre Entstehung aus einer einzigen ursprünglichen Form abgeleitet werden kann.

KAPITEL VI.

Die Kreuzung verschiedener Linum-Arten.

Ausser den Kreuzungen der genannten Varietäten von *L. usitatissimum* unter einander habe ich auch die Kreuzung einiger dieser Varietäten mit anderen *Linum*-Arten versucht. Es gelangen aber nur die mit *L. angustifolium*. Mehrere Resultate dieser Kreuzungen wurden schon früher mitgeteilt. Die mittelst dieser Kreuzungen gemachte Untersuchung der genotypischen Zusammensetzung von *L. angustifolium* in bezug auf dessen Blütenfarbe ist noch nicht abgeschlossen, ich hoffe später die Resultate mitteilen zu können. Es scheint mir aber geeignet an dieser Stelle zu erwähnen welche *Linum*-Arten ich vergeblich zu kreuzen versuchte und welche Beobachtungen dabei gemacht wurden.

Schon früher [1]) habe ich mitgeteilt, dass ich ohne Resultat *L. usitatissimum* mit *L. perenne*, *L. austriacum* und *L. narbonense* kreuzte. Weil aber nach Fockes [2]) Angabe Kölreuter Bastarde von *L. usitatissimum* und *L. narbonense* erhielt, habe ich die Kreuzung in folgenden Jahren noch zu wiederholten Malen ausgeführt, aber stets wie zuvor ohne keimfähige Samen zu erhalten. Die hier folgenden, nicht gelungenen Kreuzungen wurden alle in grosser Anzahl ausgeführt, einige bis zu fünfzig Mal und alle reziprok.

Drei Varietäten von *L. usitatissimum* nämlich der gewöhn-

---

[1]) l. c. Rec. d. Trav. bot. Néerl. Vol. VIII, 1911, S. 206.

[2]) W. O. Focke, Die Pflanzenmischlinge. S. 79.

liche dunkelblaue, der ägyptische und der gekräuselte weisse Lein wurden gekreuzt mit vier Formen von *L. perenne* d. h. weiss kurzgrifflig, weiss langgrifflig, blau kurzgrifflig und blau langgrifflig; mit zwei Formen von *L. austriacum*, blau kurzgrifflig und blau langgrifflig; mit zwei Formen von *L. narbonense*, blau kurzgrifflig und blau langgrifflig; mit *L. grandiflorum* Desf. die rote Blumen und mit *L. flavum* L., die gelbe Blumen hat. Weiter wurde *L. angustifolium* gekreuzt mit den obengenannten vier Formen von *L. perenne*; mit *L. grandiflorum* und mit *L. flavum* und ausserdem noch *L. grandiflorum* mit *L. flavum*.

Obgleich alle diese Kreuzungen ohne Erfolg blieben, verhielten dennoch die reziproken Kreuzungen sich in verschiedener Weise.

Bei der Bestäubung der genannten Varietäten von *L. usitatissimum* mit dem Pollen von *L. perenne*, *L. austriacum*, *L. narbonense*, *L. grandiflorum* oder *L. flavum* fand Fruchtbildung statt und entstanden Früchte, welche sich oft in ihrer Grösse nur wenig von den normalen Früchten unterschieden. Die Samen waren aber entweder gar nicht oder sehr unvollkommen entwickelt und niemals kamen keimfähige Samen vor. Die Fruchtbildung braucht in diesen Fällen nicht als eine Folge der Anwesenheit des fremden Pollens betrachtet zu werden, denn bei *L. usitatissimum* werden sehr oft Früchte ohne Samen gebildet, wenn die Staubbeutel aus der absichtlich geöffneten Knospe entfernt werden, so dass Selbstbestäubung unmöglich ist und wenn darauf Kreuzbestäubung verhindert wird.

Bei den reziproken Kreuzungen dagegen wurde nach der Bestäubung von *L. perenne*, *L. austriacum*, *L. narbonense*, *L. grandiflorum* oder *L. flavum* mit dem Pollen einer der Varietäten von *L. usitatissimum* oder mit dem Pollen von *L. angustifolium* der Blütenstiel ein wenig unterhalb des Gynaeciums bald gelb, fing darauf an dieser Stelle an einzutrocknen und nach einem oder zwei

Tagen fiel das dann auch vergilbte Gynaecium ab. Nur zweimal unter den zahlreichen Kreuzungen kam es zur Fruchtbildung. Das war nach der Bestäubung von *L. grandiflorum* mit dem Pollen von weissblühenden F_3-Pflanzen von der genotypischen Zusammensetzung AAbbcc aus der Kreuzung des weissen Leins mit dem gekräuselten weissen. Die beiden gebildeten Früchte enthielten aber keine Samen.

Obgleich es auch nach diesen Versuchen noch nicht ausgeschlossen ist, dass es gelingen kann *L. usitatissimum* und *L. angustifolium* mit *L. perenne*, *austriacum*, *narbonense*, *grandiflorum* oder *flavum* zu kreuzen, so glaube ich dennoch, dass die Wahrscheinlichkeit dieses zu erreichen äusserst gering ist.

Zusammenfassung der Resultate.

Die Blütenfarbe der sechs untersuchten Varietäten von *Linum usitatissimum* wird von drei Faktoren, A, B und C oder von zwei derselben bedingt.

Mit der Blütenfarbe hangen andere Merkmale eng zusammen und werden von den nämlichen Faktoren beeinflusst. Diese Merkmale sind die Farbe der Staubbeutel, die Farbe der Samen, das Flach- oder Gekräuseltsein der Kronblätter, die Anzahl der Samen pro Frucht und die Keimungsfähigkeit der Samen.

Der gewöhnliche dunkelblaue Lein, der ägyptische Lein und *L. crepitans* haben alle drei dieselbe genotypische Zusammensetzung für diese Merkmale, alle drei besitzen die Faktoren A, B und C und haben die Formel AABBCCX.

Der hellblaue Lein hat die Formel BBCCX; der gewöhnliche weisse Lein ist AABBX und der gekräuselte weisse Lein ist AACCX.

Die blaue Farbe der Blüte entsteht nur wenn die Faktoren B und C beide vorhanden sind.

Sind B und C beide vorhanden, aber fehlt A so entsteht eine hellblaue Blütenfarbe.

A ist ein Verstärkungsfaktor, der die von B und C bedingte hellblaue Blütenfarbe intensifiziert, aber für sich allein keine Blütenfarbe verursacht.

B und C beide sind Faktoren, welche zugleich mehrere Merkmale beeinflussen.

B wirkt zugleich als positiver Faktor für einige Merkmale und als Hemmungsfaktor für durch andere Faktoren bedingte Merkmale.

B verursacht mit C zusammen die blaue Blütenfarbe und ausserdem für sich allein die blaue Farbe der Staubbeutel, die braune Farbe der Samen und verhindert das durch C bedingte Gekräuseltsein der Kronblätter und die ebenfalls durch C bedingte Verminderung der Lebensfähigkeit der Gametenkombination, welche letztere als eine Herabsetzung der Samenanzahl pro Frucht und der Keimungsfähigkeit merkbar ist.

C verursacht mit B zusammen die blaue Blütenfarbe und für sich allein das Gekräuseltsein der Kronblätter, eine Verminderung der Lebensfähigkeit der Gametenkombination und die dunklere Farbe der Adern, letztere aber nun wenn er homozygotisch vorhanden ist.

Die blaue Farbe der Staubbeutel ist nicht wie die blaue Farbe der Blüte von dem gleichzeitigen Vorhandensein beider Faktoren B und C abhängig, sondern wird ebenso wie die braune Farbe der Samen von B allein verursacht.

Die blaue Farbe der Staubbeutel und die braune der Samen werden von A nicht intensifiziert.

Von den sechs untersuchten Varietäten sind diejenigen mit den dunkelst gefärbten Blüten, nämlich der gewöhnliche dunkelblaue Lein, der ägyptische Lein und *L. crepitans* die ältesten.

Aus dem gewöhnlichen dunkelblauen Lein sind durch Verlustmutation drei andere Varietäten entstanden, nämlich

die hellblaue durch Verlust von A, die gekräuselte weisse durch Verlust von B und die gewöhnliche weisse durch Verlust von C.

Die weissen Varietäten sind unabhängig von der hellblauen aus der dunkelblauen entstanden, die hellblaue Varietät ist somit keine Übergangsform zwischen der dunkelblauen und den weissen.

Bei der Kreuzung entstanden vier neue homozygotischen Formen verschiedener genotypischer Zusammensetzung, zwei derselben zeigten den nämlichen neuen Phaenotypus.

Von Artkreuzungen innerhalb der Gattung *Linum* gelang nur die zwischen *L. usitatissimum* und *L. angustifolium*.

Alle andere sehr oft wiederholte Kreuzungen zwischen diesen beiden Arten mit *L. perenne*, *L. austriacum*, *L. narbonense*, *L. grandiflorum* und *L. flavum* gaben keine keimfähigen Samen.

Bei der Bestäubung verschiedener Varietäten von *L. usitatissimum* mit Pollen der letztgenannten Arten findet ein fast normaler Fruchtansatz statt. Samen werden aber nicht oder sehr unvolkommen gebildet.

Groningen, am 11. Jan. 1915.

INHALTSÜBERSICHT.

Seiten.
Einleitung 217
Kap. I. Die Kreuzungen 222
1*a*. Dunkelblau × ägyptisch blau 222
1*b*. Ägyptisch blau × dunkelblau 223
2*a*. Dunkelblau × crepitans blau 223
2*b*. Crepitans blau × dunkelblau 223
3*a*. Ägyptisch blau × crepitans blau 223
3*b*. Crepitans blau × ägyptisch blau 223
4*a*. Dunkelblau × hellblau 224
4*b*. Hellblau × dunkelblau 224
5*a*. Hellblau × weiss 224
5*b*. Weiss × hellblau 224
6. Hellblau × gekräuselt weiss 226
7. Dunkelblau × weiss 227
8. Weiss × ägyptisch blau 228
9*a*. Dunkelblau × gekräuselt weiss 229
9*b*. Gekräuselt weiss × dunkelblau 229
10. Ägyptisch blau × gekräuselt weiss 229
11*a*. Weiss × gekräuselt weiss 230
11*b*. Gekräuselt weiss × weiss 230
Kap. II. Die Faktoren für die Blütenfarbe . . . 233
Kap. III. Die Wirkung der Faktoren für die Blütenfarbe auf andere Merkmale 243
Kap. IV. Der Nachweis der Übereinstimmung aller

Seite.

Beobachtungen mit den nach der gefundenen genotypischen Zusammensetzung der Varietäten zu erwartenden Erscheinungen 257

Kap. V. Der genetische Zusammenhang der Varietäten 268

Kap. VI. Die Kreuzung verschiedener *Linum*-Arten 271

Zusammenfassung der Resultate 273

Die Kreuz- und Selbstbefruchtung und die Vererbungslehre

von

H. HEUKELS.

Unter Bezugnahme auf die Abhandlung Burck's über Kleistogamie (Rec. des trav. Bot. Néerl. 2. 1906 (37—164)) sagt Neger in seiner Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage (p. 675): „Wird die allgemeine Bedeutung der Wechselbestäubung durch solche Betrachtungen hinfällig, so wird es allerdings notwendig sein unsere gegenwärtige Auffassung über die auf Sicherung der Wechselbestäubung hinzielenden Einrichtungen der Blüten einer gründlichen Revision zu unterziehen."

Ich möchte im Nachfolgenden zu zeigen versuchen, dass auch in Bezug auf unser gegenwärtiges Wissen, hinsichtlich der Erblichkeitsgesetze, eine solche Revision im höchsten Grade notwendig ist, und dass wir nicht mehr festhalten können am Knight-Darwin'schen Gesetze in der Blütenbiologie.

Der Begriff Art. Der Begriff Art ist immer einigermassen schwankend gewesen, wenn auch Linné getrachtet hat durch seine Definition: „Die Arten sind die von Gott geschaffenen Einheiten des Systems", erwähntem Begriff eine grosse Festigkeit zu geben. Dass dieser Begriff so wenig fest stand, braucht uns nicht zu wundern, denn durch das Zusammenfügen von lebenden Wesen zu einer

Art, wollte man eine starke Verwandtschaft zwischen diesen ausdrücken, ohne dass man diese Verwandtschaft anders zu beurteilen wusste, als durch die äusserliche Uebereinstimmung. Tatsächlich sind wir in Betreff des Begriffes Verwandtschaft jetzt besser daran, da jetzt die Grundzüge der Erblichkeitslehre bekannt sind und wir jetzt wissen, dass es die Gene sind, welche die Verwandtschaft bestimmen und dass isogene Individuen einander am nächsten verwandt sind und nur in äusserlichen Eigenschaften unterschieden sein können, welche durch den Einfluss des Milieus entstehen, doch nicht durch Vererbung auf die Nachkommen übergehen.

Sind 2 Individuen verschieden in einem oder mehr Genen, so ist die Verwandtschaft geringer.

Prüft man den Begriff isogen an den Individuen, welche wir gewohnt sind zu einer Art zu rechnen, so können wir wohl mit Gewissheit sagen, dass die Individuen einer Art nicht alle isogen sind. Die Anwesenheit von Varietäten in einer Art, die Spaltung von *Erophila verna* durch Jordan in verschiedene kleine Arten, das Züchten von reinen Linien durch Johannsen aus Individuen einer Art, dies alles sind genügende Beweise, dass wir die Arten nicht als isogen betrachten dürfen.

Wir dürfen also ohne Bedenken voraussetzen, dass Individuen einer Art sich in einem oder mehreren Genen unterscheiden können, obgleich wir nicht wissen in wie vielen.

Wohl wissen wir mit Gewissheit zu sagen, dass, wo der Begriff Art so relativ willkürlich ist, die Anzahl Gene, wodurch die Individuen einer Art sich unterscheiden können, in einem Falle grösser sein wird wie im andern.

Terminologie. Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung entsteht die befruchtete Eizelle, die Zygote, durch Verschmelzung von befruchtungsfähigen Keimzellen, die Gameten, die männliche und die weibliche. Die Gameten sind die Träger der Gene, der erblichen Anlagen, welche

in Stande sind, bestimmte Eigenschaften beim Individuum, dass sich aus der Zygote entwickelt, entstehen zu lassen.

Die Gene werden durch Buchstaben angegeben.

Haben die beiden Gametenarten dieselben Gene für ein bestimmtes Merkmal oder für eine bestimmte Serie von Merkmalen, so nennt man das aus der Zygote entstandene Individuum homozygotisch, und weil die in der einen Gamete anwesenden Gene durch A oder a, B oder b u.s.w. angedeutet werden und diese in der andern Gamete dieselben sind, ist also die Erbformel eines Homozygoten AABBCCDD . . . . . oder z.B. aaBBccDD . . . . . Wie viel Genenpaare für die Punkte kommen müssen, wissen wir ganz und gar nicht.

Giebt es in den Gameten, welche verschmelzen sollen zur Zygote, ein ungleiches Genenpaar, doch sind die andern gleich, so heisst das entstehende Individuum monoheterozygotisch und ist die Erbformel z.B. AaBBCCDD..... Giebt es 2 ungleiche Genenpaare, so heisst es diheterozygotisch zB. AaBbCCDD . . . . . u.s.w. Die durch dieselben Buchstaben angedeuteten Gene stammen also her von verschiedenen Gameten, kommen in der Zygote zusammen, bleiben auch in den Pflanzenzellen bei einander, doch werden beim Entstehen der Keimzellen der Pflanze wieder getrennt, so dass sie niemals in derselben Gamete vorkommen. Wir nennen sie darum Genenpaare. So sind also A und A, A und a, a und a solche Genenpaare. A und A, auch a und a sind gleiche Genenpaare, A und a ungleiche. In einer Homozygote sind also alle Genenpaare gleich, in einer Heterozygote sind ein oder mehr Paare ungleich.

Zwei Individuen nennt man, ob sie homozygotisch oder heterozygotisch sind, isogen, wenn die Erbformel dieselbe ist für beide. Ist das nicht der Fall, so nennt man sie nicht isogen.

Man ist gewohnt die Eltern als P-Generation zu be-

zeichnen und die daraus entstehende Generation F_1-Generation zu nennen, die folgende F_2-Generation, u.s.w.

Zusammensetzung einer Art, hinsichtlich der Genen.

In einer Art können vereinigt sein:

1°. Verschiedene isogene Homozygoten (Reine Linien von Johannsen).

2°. Verschiedene nicht isogene Homozygoten.

3°. Verschiedene isogene Mono-, Di-, Tri- oder Polyheterozygoten.

4°. Verschiedene nicht isogene Mono-, Di-, Tri- oder Polyheterozygoten.

5°. Verschiedene Homozygoten und Heterozygoten.

Wie wird in diesen verschiedenen Fällen die F_1-Generation aussehen?

1. Befruchtung von 2 isogenen Homozygoten gibt natürlich als F_1-Generation dieselben Homozygoten. Eine „reine Linie" giebt also bei Selbst-, aber auch bei Kreuzbestäubung durch eine andere Pflanze derselben Linie eine vollkommen konstante Nachkommenschaft.

2. Befruchtung von 2 nicht isogenen Homozygoten.

Beispiel.

P-Generation AABBCC . . . . aaBBcc . . . .
Gameten ABC . . . . aBc . . . .
F_1-Generation AaBBCc . . . .

Das Resultat ist also eine heterozygotische F_1-Generation, welche heterozygotisch ist für alle ungleichen Genenpaare in der P-Generation.

3. Befruchtung von 2 isogenen Heterozygoten.

a. Es sind Monoheterozygoten.

Beispiel.

P-Generation AaBBCC . . . . AaBBCC . . . .
Gameten ABC . . und aBC . . ABC . . und aBC . .
F_1-Generation AABBCC . . . . $\frac{1}{4}$
AaBBCC . . . . $\frac{1}{2}$
aaBBCC . . . . . $\frac{1}{4}$

Das Resultat ist also eine Mischung von einer gleichen Zahl von Homo- und Heterozygoten.

b. Es sind Diheterozygoten.

Beispiel.

P-Generation	AaBbCC	AaBbCC . . . .
Gameten	ABC . ., AbC . ., aBC . ., abC . .	ABC . ., AbC . ., aBC . ., abC . .
F_1-Generation	AABBCC	$\frac{1}{16}$
	AABbCC	$\frac{2}{16}$
	AAbbCC	$\frac{1}{16}$
	AaBBCC	$\frac{2}{16}$
	AaBbCC	$\frac{4}{16}$
	AabbCC	$\frac{2}{16}$
	aaBBCC	$\frac{1}{16}$
	aaBbCC	$\frac{2}{16}$
	aabbCC	$\frac{1}{16}$

Das Resultat ist also eine Mischung von Homo- und Heterozygoten, und zwar ist die Zahl der verschiedenen Homozygoten $\frac{1}{4} = (\frac{1}{2})^2$, die der verschiedenen Monoheterozygoten $\frac{1}{2}$, die Zahl der Diheterozygoten $\frac{1}{4}$.

c. Es sind Triheterozygoten.

Macht man auf dieselbe Weise wie oben die Berechnung, so gibt sie als Resultat, dass die F_1-Generation besteht aus $\frac{1}{8} = (\frac{1}{2})^3$ verschiedenen Homozygoten, aus $\frac{3}{8}$ verschiedenen Monoheterozygoten, aus $\frac{3}{8}$ verschiedenen Diheterozygoten und aus $\frac{1}{8}$ Triheterozygoten.

d. Es sind Polyheterozygoten (n-Heterozygoten).

Die F_1-Generation besteht dann aus verschiedenen Homozygoten (zusammen $(\frac{1}{2})^n$), aus n-Heterozygoten, auch $(\frac{1}{2})^n$, aus verschiedenen Mono-, Di-, Tri- u. s. w. bis (n-1)Heterozygoten, jede $\frac{1 - (\frac{1}{2})^n \times 2}{n - 1}$.

4. Befruchtung von 2 nicht isogenen Heterozygoten.

a. Es sind 2 Monoheterozygoten.

Beispiel. P-Generation AaBBCC.... AABbCC....
Gameten ABC.. und aBC.. ABC.. und AbC..
F_1-Generation AABBCC .... $\frac{1}{4}$
AABbCC .... $\frac{1}{4}$
AaBBCC .... $\frac{1}{4}$
AaBbCC..... $\frac{1}{4}$

Das Resultat ist also, dass die F_1-Generation besteht aus $\frac{1}{4} = (\frac{1}{2})^2$ Homozygoten, aus $\frac{1}{2}$ Monoheterozygoten und aus $\frac{1}{4}$ Diheterozygoten.

b. Es sind eine Monoheterozygote und eine Diheterozygote.

Beispiel. P-Generation
AaBBCCDD.... AABbCcDD....
Gameten ABCD.. und aBCD.., ABCD.., ABcD.., AbCD.. und AbcD..

F_1-Generation AABBCCDD .... $\frac{1}{8}$
AABBCcDD .... $\frac{1}{8}$
AABbCCDD .... $\frac{1}{8}$
AABbCcDD..... $\frac{1}{8}$
AaBBCCDD .... $\frac{1}{8}$
AaBBCcDD..... $\frac{1}{8}$
AaBbCCDD..... $\frac{1}{8}$
AaBbCcDD..... $\frac{1}{8}$

Das Resultat ist also, dass die F_1-Generation besteht aus $\frac{1}{8} = (\frac{1}{2})^3$ Homozygoten, aus $\frac{3}{8}$ Monoheterozygoten, aus $\frac{3}{8}$ Diheterozygoten und aus $\frac{1}{8}$ Triheterozygoten.

c. Es sind 2 Diheterozygoten.

Beispiel. P-Generation AaBbCCDD.... AABbCcDD....
Gameten ABCD .. ABCD ..
AbCD .. ABcD ..
aBCD .. AbCD ..
abCD... AbcD. ..

F-Generation AABBCCDD.... $\frac{1}{16}$ AaBBCCDD.... $\frac{1}{16}$
AABBCcDD .... $\frac{1}{16}$ AaBBCcDD .... $\frac{1}{16}$
AABbCCDD .... $\frac{2}{16}$ AaBbCCDD .... $\frac{2}{16}$

AABbCcDD .... $\frac{2}{16}$ AaBbCcDD .... $\frac{2}{16}$
AAbbCCDD .... $\frac{1}{16}$ AabbCCDD .... $\frac{1}{16}$
AAbbCcDD .... $\frac{1}{16}$ AabbCcDD .... $\frac{1}{16}$

Das Resultat ist also, dass die F_1--Generation besteht aus $\frac{1}{8} = (\frac{1}{2})^3$ Homozygoten, aus $\frac{3}{8}$ Monoheterozygoten, aus $\frac{3}{8}$ Diheterozygoten und $\frac{1}{8}$ Triheterozygoten.

d. Mit Tri-und Polyheterozygoten wird die Berechnung sehr komplicirt, da eine so grosse Anzahl Formen entsteht.

Für uns genügt es auch, zu wissen, dass die Anzahl Homozygoten, die entsteht in der F_1-Generation sehr klein, n.l. $(\frac{1}{2})^n$ wird, in Hinsicht der grossen Anzahl der Heterozygoten von allen Arten.

5. Befruchtung von Homozygoten mit verschiedenen Arten von Heterozygoten.

A. Es sind eine Homozygote und eine Monoheterozygote.

Beispiel. P-Generation AABBCC .... AaBBCC ....
Gameten ABC .. ABC .. und aBC ..
F_1-Generation AABBCC .... $\frac{1}{2}$
AaBBCC .... $\frac{1}{2}$

Das Resultat ist also, dass eine gleiche Anzahl von Homozygoten und Monoheterozygoten entsteht.

b. Es sind eine Homozygote und eine Diheterozygote.

Beispiel. P-Generation AABBCC .... AaBbCC ....
Gameten ABC .. ABC .., AbC .., aBC .. und abC ..
F_1-Generation AABBCC .... $\frac{1}{4}$
AABbCC ... $\frac{1}{4}$
AaBBCC .... $\frac{1}{4}$
AaBbCC ..... $\frac{1}{4}$

Das Resultat ist also, dass entstanden sind $\frac{1}{4}$ Homozygoten, $\frac{1}{2}$ Monoheterozygoten und $\frac{1}{4}$ Diheterozygoten.

c. Es sind eine Homozygote und eine Triheterozygote.

Beispiel. P-Generation AABBCC .... AaBbCc ....
Gameten ABC .. ABC .., aBC .., ABc .., aBc ..,
AbC .., abC .., Abc .. und abc ..

F_1-Generation	AABBCC	$^1/_8$
	AABBCc	$^1/_8$
	ABBbCC	$^1/_8$
	AABbCc	$^1/_8$
	AaBBCC	$^1/_8$
	AaBBCc	$^1/_8$
	AaBbCC	$^1/_8$
	AaBbCc	$^1/_8$

Das Resultat ist also, dass die F_1-Generation besteht aus $\frac{1}{8}$ Homozygoten, $\frac{3}{8}$ Monoheterozygoten, $\frac{3}{8}$ Diheterozygoten und $\frac{1}{8}$ Triheterozygoten.

d. Es sind eine Homozygote und eine Poly-(n-) Heterozygote.

Jetzt ist das Resultat, dass die F_1-Generation besteht aus $(\frac{1}{2})^n$ Homozygoten, also aus $1-(\frac{1}{2})^n$ Heterozygoten.

Zusammenfassung der Resultate für die F_1-Generation.

Es zeigt sich, dass die F_1-Generation besteht aus:

A. Einer bestimmten homozygotischen Linie, wenn 2 isogene Homozygoten einander befruchten.

B. Einer bestimmten heterozygotischen Linie, wenn 2 nicht isogene Homozygoten einander befruchten.

C. Einer gleichen Anzahl Homo- und Heterozygoten, wenn 2 isogene Monoheterozygoten oder eine Homozygote und eine Monoheterozygote einander befruchten.

D. Homozygoten $\frac{1}{4}$, Heterozygoten $\frac{3}{4}$, wenn 2 isogene Diheterozygoten oder eine Homozygote und eine Diheterozygote oder 2 nicht isogene Monoheterozygoten einander befruchten.

E. Homozygoten $\frac{1}{8}$, Heterozygoten $\frac{7}{8}$, wenn 2 isogene Triheterozygoten oder eine Homozygote und eine Triheterozygote oder eine Mono- und eine Diheterozygote oder 2 nicht isogene Diheterozygoten einander befruchten.

F. Homozygoten $(\frac{1}{2})^n$, Heterozygoten $1-(\frac{1}{2})^n$, wenn 2 isogene n-Heterozygoten oder eine Monoheterozygote und eine $(n-1)$ Heterozygote oder eine Diheterozygote und eine

(n-2) Heterozygote u.s.w. . . . . oder zwei (n-1) Heterozygoten oder eine Homozygote und eine n-Heterozygote einander befruchten.

Alle genannten Fälle können in der Natur innerhalb des beschränkten Gebietes einer Art vorkommen.

Nehmen wir jetzt ein bestimmtes Individuum, so kann das homozygotisch oder heterozygotisch sein.

Ist es eine Homozygote, dann werden also alle daraus entstehenden Pflanzen, welche durch Selbstbestäubung, durch Bestäubung mit Blütenstaub einer andern Blüte derselber Pflanze (Stockbestäubung, Geitonogamie), durch ungeschlechtliche Fortpflanzung oder durch Bestäubung mit Pollen einer isogenen Pflanze, entstehen, isogen sein mit der Mutterpflanze.

Wird die Homozygote bestäubt mit Pollen einer andern nicht-isogenen homozygotischen Pflanze, dann entsteht eine Heterozygote (Fall 2). Wird sie aber bestäubt mit Pollen einer heterozygotischen Pflanze, dann ist die Anzahl Homozygoten $(\frac{1}{2})^n$, wenn es eine n-heterozygotische Pflanze war, welche den Pollen lieferte (Fall 5).

Ist es eine n-heterozygotische Pflanze, dann werden von allen Pflanzen, welche durch Selbst-, durch Stockbestäubung, durch Befruchtung einer isogenen Pflanze entstehen, $(\frac{1}{2})^n$ Homozygoten und $1-(\frac{1}{2})^n$ Heterozygoten sein (Fall 3).

Pflanzt sich die Pflanze ungeschlechtlich fort, dann sind die Nachkommen isogen mit der Mutterpflanze.

Wird die Pflanze bestäubt mit Pollen einer andern, sei es eine homozygotische oder eine nicht isogene heterozygotische Pflanze, dann ist die Zahl der entstehenden Homozygoten höchstens die Hälfte, doch meistens viel geringer, namentlich wenn die Zahl der ungleichen Genenpaare gross ist.

Selbst- und Kreuzbefruchtung. In früherer Zeit wurde unter Selbstbestäubung nur Bestäubung durch Pollen derselben Blüte verstanden und wurden alle anderen Arten

der Bestäubung zusammengefasst unter den Namen Kreuzbestäubung (Allogamie).

Wohl behandelt man in den letzten Jahren in den Arbeiten über Blütenbiologie die Stockbestäubung (Geitonogamie) als besonderes Kapitel, doch dies geschieht meiner Meinung nach grössenteils unter den Einflusz unsrer gegenwärtigen Ansichten über die Vererbungsgesetze.

Es geht aus Obengesagtem hervor, dass der Erfolg der Stockbestäubung dem der Selbstbestäubung ganz ähnlich ist; auch ergiebt sich, dass echte Kreuzbestäubung zwischen isogenen Pflanzen der Selbstbestäubung gleichgesetzt werden muss.

Die Begriffe Selbst- und Kreuzbestäubung sind also nicht im Stande zu bestimmen, wie die Konstitution der Nachkommenschaft sein wird. Es gibt nur einen Fall, wo man ohne Weiteres gewiss sein kann, dass die Nachkommenschaft isogen sein wird mit der Mutterpflanze, nämlich wenn sie ungeschlechtlich daraus entstanden ist (es sei dann, dass eine Knospenvariation stattgefunden hat).

Anstatt bei der Fortpflanzung Selbst- und Kreuzbestäubung in den Vordergrund zu schieben und diese als Grundlagen zu nehmen um zu eruieren, welche die Konstitution der Nachkommen sein wird, ist es eher angebracht, die folgenden Fälle zu unterscheiden:

1. Die Nachkommenschaft ist in ihrer Konstitution ganz den Eltern gleich.

a. Bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung, sowohl bei Homo- als bei Heterozygoten.

b. Bei Befruchtung von 2 isogenen Homozygoten (also bei Selbst- und Stockbestäubung von einem Homozygoten, bei Bestäubung von 2 willkürlichen isogenen Homozygoten).

2. Die Nachkommenschaft ist zum Teil oder ganz den Eltern in der Konstitution ungleich.

a. Bei Befruchtung von 2 nicht-isogenen Homozygoten.

b. Bei Befruchtung von Homo- und Heterozygoten oder von Heterozygoten wechselseitig

Nachkommen einer Population. Bis jetzt haben wir nur die Nachkommenschaft einer Pflanze betrachtet, nun werden wir untersuchen, wie diese sein wird, wenn eine Anzahl Pflanzen derselben Art dicht oder relativ dicht bei einander stehen (eine Population formen) und diese sich geschlechtlich, bei ausdauernden Pflanzen auch ungeschlechtlich, fortpflanzen. Es wird sich ergeben, dass über die Konstitution dieser Nachkommenschaft durch Berechnung etwas zu sagen ist. Bevor wir aber mit diesen Berechnungen anfangen, werden wir erst die Hypothese voranschicken, welche genügt zur Erklärung der auf dem Gebiete der Befruchtung genommenen Versuche. Sie lautet:

Homozygoten sind nicht alle gleich kräftig, Heterozygoten eben so wenig, doch sind die letzteren im allgemeinen kräftiger als die Homozygoten.

Die Individuen aber, welche den stärksten Grad der Heterozygotie haben sind am kräftigsten.

Bei den Berechnungen werden wir folgende 2 Hauptfälle unterscheiden:

I. Die Population besteht aus Selbstbestäubern, d.h. die geschlechtliche Fortpflanzung geschieht nur dadurch, dass Pollen derselben Blüte auf die Narbe gebracht wird.

Wir werden, um so viel als möglich die Sache im allgemeinen zu behandeln, voraussetzen, dass die Population besteht aus Pflanzen von allen in diesem Falle möglichen Konstitutionen.

a. Die Pflanzen sind nur höchstens in einem Genenpaare verschieden. Sie können also sein: AABBCC . . . . ., AaBBCC . . . . . und aaBBCC . . . .

Die Berechnungen von H. S. Jennings lehren uns, dass nach *n* Generationen die Zahl der Homozygoten ist

$\frac{2^n - 2}{2^n} = 1 - (\frac{1}{2})^{n-1}$. Dies geht, wenn n eine grosse Zahl ist, praktisch darauf hinaus, dass es nur Homozygoten gibt.

b. Die Pflanzen der Population sind höchstens in 2 Genenpaaren verschieden. Jetzt ist die Zahl der Homozygoten $\{1 - (\frac{1}{2})^{n-1}\}^2$.

c. Die Pflanzen der Population sind in k Genenpaaren verschieden. Die Zahl der Homozygoten ist jetzt nach n Generationen $\{1 - (\frac{1}{2})^{n-1}\}^k$.

Wir sehen also, dass in allen Fällen, wo Selbstbestäubung stattfindet, nach Ablauf einer grossen Anzahl Generationen, praktisch gesagt, die Population nur aus Homozygoten besteht.

Es folgt aber noch nicht daraus, dass eine solche Population auch isogen geworden ist. Dies ist nur der Fall, wenn die Population ursprünglich nur bestand aus isogenen Homozygoten. In jedem andern Falle wird sie bestehen aus so vielen Arten Homozygoten als möglich ist bei einer bestimmten Zahl verschiedener Genenpaare.

Sind die Pflanzen z.B. verschieden in 3 Genenpaaren, dann besteht die Population aus AABBCCDD . . . ., AABBccDD . . . ., AAbbCCDD . . . ., AAbbccDD . . . ., aaBBCCDD . . . ., aaBBccDD . . . ., aabbCCDD . . . . und aabbccDD . . . ., also aus $(2)^3$ homozygotischen Linien, oder bei k verschiedenen Genenpaaren aus $(2)^k$ homozygotischen Linien.

Eine homozygotische Linie ist, was Johannsen eine „reine Linie" nennt. Er erhielt diese, ausgehend von einem Individuum bei Pflanzen, wobei, wie bei Erbsen und Bohnen, Selbstbestäubung Regel ist, durch fortwährende Selbstbestäubung.

Unwillkürlich kommt man auf den Gedanken, dass die sogenannten „kleine Arten" von *Erophila verna* (eine selbstbestäubende Pflanze) von Jordan, auch als Repre-

sentanten von verschiedenen homozygotischen Linien zu betrachten sind, es müsste denn sein, dass sie, wie Rosen (Berichte der Deutschen Bot. Ges. XXVII. 243—250) wahrscheinlich macht, als Bastarde betrachtet werden müssen.

Bei einer Pflanzenart, welche sich fortwährend befruchtet durch Selbstbestäubung, besteht die Population aus verschiedenen homozygotischen Linien (oder wie Johannsen sagt, aus verschiedenen reinen Linien).

Wir wollen jetzt sehen, was die Versuche, insoweit Selbstbestäubung in Betracht kommt, uns lehren.

Zuvor aber noch die Bemerkung, dass sich später ergeben wird, dass bei Kreuzbestäubung die Pflanzen zum grössten Teile Heterozygoten sind.

Die Versuche basieren fast ausschliesslich auf *Zea Mays* (Mais) und sind durch Shull und East ausgeführt worden.

Mais ist eine Pflanze, welche in der freien Natur fast immer durch Fremdbestäubung sich fortpflanzt und beide Untersucher haben sie während einer Reihe von Generationen durch Selbstbestäubung vermehrt. Shull fand, dass, während in gewöhnlichen Umständen der mittlere Ertrag 80 Bushels pro Acre an Körnern war, er durch Inzucht eine Reihe von Biotypen isolierte, die alle viel weniger leisteten. East fand diesbezüglich Erträge von 25,4 und 41,3 Bushels.

Wir wissen jetzt, dass die ursprüngliche Generation, von welcher wir ausgingen, hauptsächlich aus Heterozygoten bestand, doch dass durch Selbstbestäubung homozygotische Linien entstanden sind.

Die Versuche lehren also:

1. dass die Heterozygoten im allgemeinen kräftiger sind als die Homozygoten (hierüber später mehr).

2. dass die homozygotischen Linien nicht alle gleich kräftig sind.

Auch haben East und Hayes Experimente gemacht mit *Nicotiana*-Arten (*Nicotiana*-Arten vermehren sich gewöhnlich durch Selbstbestäubung) und dabei isolierten sie bei Selbstbestäubung schwache Biotypen, welche, wenn auf dieselbe Weise fortgepflanzt, schwach blieben.

Der behandelte Fall, dass die Pflanzen sich ausschliesslich (oder fast ausschliesslich) durch Selbstbestäubung fortpflanzen, kommt in der Natur auch vor. Als Beispiele nennen wir nur Pflanzen mit kleistogamen Blüten, verschiedene *Papilionaceae*, z.B. *Erbse* und *Bohne*, weiter *Nicotiana*-Arten und weiter eine Anzahl von Pflanzen mit kleinen Blüten, welche nicht durch die Zusammenfügung zu grossen, kolorirten Blütenständen auffallen.

In jenen Fällen besteht also, jedenfalls theoretisch, die Population aus so vielen homozygotischen Linien als möglich ist bei einer Zahl verschiedener Genenpaare in den Individuen.

In Wirklichkeit wird es aber wohl anders sein. Wir sahen doch, dass es unter den homozygotischen Linien einige mit kräftigen, andere mit schwächeren Individuen gibt und jetzt wird die Selektion, Konkurrenz u.s.w. die Individuen der schwächeren Linien hindern an ihrer Entwicklung und diese werden aussterben oder jedenfalls zurückgedrängt werden und nur die kräftigsten homozygotischen Linien werden übrig bleiben.

Wir kommen also zum folgenden Resultate:

Eine Pflanzenart, welche sich nur durch Selbstbestäubung vermehrt, wird eine Population entstehen lassen, welche nur aus den kräftigsten homozygotischen Linien besteht.

Ueber Stockbestäubung, welche, wie wir wissen, dasselbe Resultat hat wie die Selbstbestäubung, ist hier nicht gesprochen worden, weil sie in der Natur, als ausschliessliche Fortpflanzungsweise, wohl nicht vorkommt. Sie geht immer zusammen mit echter Kreuzbestäubung, d.h. mit dem Uebergehen von Pollen von anderen Pflanzen.

Stock- und Kreuzbestäubung. Jetzt erst einige Worte über das Verhalten der Stock- und Kreuzbestäubung zu einander.

Darwin und seine 2 bedeutendsten Mitarbeiter bei der Begründung der Blütenbiologie: Delpino und Hildebrand glaubten annehmen zu müssen, dass Stockbestäubung nicht so vorteilhaft sei wie Kreuzbestäubung, aber doch besser als Selbstbestäubung und diese Regel ist denn auch in den meisten blütenbiologischen Arbeiten als so gut wie feststehend angenommen worden. Darwin selbst hat aber später in seinem, in 1876 erschienenem Buche „The effects of cross- and self-fertilisation in the vegetable kingdom" Versuche bekannt gemacht, woraus sich ergab, dass die Nachkommen aus einer Stockbefruchtung denjenigen aus einer Selbstbefruchtung entstandenen nicht überlegen sind und dies reimt sich auch ganz mit den Grundlagen der Erblichkeitslehre.

Wenn also in den blütenbiologischen Werken manchmal eine scharfe Trennung gemacht wird zwischen Selbst- und Kreuzbestäubung und unter Kreuzbestäubung sowohl Stockbestäubung (Geitonogamie) als Bestäubung mit Pollen von andern Individuen (Xenogamie) verstanden wird, so ergibt sich also, dass diese Verteilung nicht in Uebereinstimmung ist mit den Resultaten der Versuche und ebenfalls nicht mit dem, was die Erblichkeitslehre uns lehrt. Die Ergebnisse der Geitonogamie sind doch ganz dieselben wie die der Selbstbestäubung und daneben, oder besser demgegenüber, stehen die der Xenogamie.

Geitonogamie wird zu Stande gebracht durch den Wind, durch Insekten, durch das sich Anschmiegen belegungsfähiger Narben an die pollenbedeckten Antheren von Nachbarblüten und durch Pollenfall, Xenogamie aber nur durch den Wind und durch die Insekten (die wenigen Fälle, dass Wasser oder Vögel Xenogamie zu Stande bringen, betrachten wir hier nicht näher).

Wind und Insekten können also sowohl Geitonogamie wie Xenogamie zu Stande bringen und es ist jetzt für uns von grossem Belang zu wissen, ob Wind und Insekten mehr für die eine oder für die andere sorgen.

In Betreff des Windes kann man ruhig voraussetzen, dass die Wahrscheinlichkeit, dass der Pollen von Nachbarpflanzen herüber gebracht wird, grösser ist als die, dass er andere Blüten derselben Pflanze erreicht. Doch kommt Buchenau bei seinen ausführlichen Beobachtungen über die *Juncaceae*, die alle protogynisch sind, zu dem Schluss, dass bei diesen windblütigen Pflanzen fast nur Selbst- oder Stockbestäubung stattfindet.

In Betreff der Insektenbestäubung ist es bekannt, dass ein Insekt in der Regel nicht jedesmal nur eine Blüte einer Pflanze besucht, um dann auf eine Blüte einer andern Pflanze über zu gehen, sondern dass es hinter einander die verschiedenen Blüten eines Blütenstandes besucht um dann über zu gehen auf andere Blütenstände derselben Pflanze. Erst, nachdem es die meisten Blüten besucht hat, pflegt das Insekt auf eine andere Pflanze derselben Art oder auf einer ganz anderen Art überzugehen.

Die Insekten führen also mehr Stock- als echte Kreuzbestäubung herbei (natürlich ist die Wahrscheinlichkeit für echte Kreuzbestäubung grösser bei Pflanzen, die nur eine oder wenige Blüten tragen, dagegen ist aber auch wieder einzuwenden, dass das Uebergehen auf andere Pflanzen der Selbstbestäubung gleich kommt, wenn die Nachbarpflanzen ungeschlechtlich von der andern abstammen).

Das Resultat, wozu wir also kommen, ist, dass bei denjenigen Pflanzen, deren Blüten so eingerichtet sind, dass sie nur oder fast nur durch Pollen von anderen Blüten bestäubt werden können (einhäusige, dichogame und herkogame Pflanzen) in der Regel viel mehr Stock- als echte Kreuzbestäubung stattfinden wird.

Bei zweihäusigen Pflanzen kann natürlich nur Kreuzbe-

stäubung geschehen und weiter wird diese noch am meisten vorkommen bei Pflanzen, die nur eine oder wenige Blüten haben, oder wo Windbestäubung stattfindet. Dagegen komt fast nur Stockbestäubung vor bei vielblütigen Pflanzen mit kleinen Blüten, die vereinigt sind zu dicht auf einander stehenden grossen Blütenständen (*Compositae*, *Umbelliferae*).

Gesetzt auch, dass Darwin's Annahme meist zutrifft, dass, wo eine Narbe Pollen empfängt von derselben und auch von einer andern Pflanze, letztere überwiegend wirkt, so darf dabei nicht verschwiegen werden, dass Gaertner zum entgegengesetzten Resultate kommt und dass es, auch wenn Darwin Recht hätte, doch ohne wesentlichen Einfluss auf die folgende Regel wäre:

Bei Pflanzen, deren Blüten grössenteils angewiesen sind auf Fremdbestäubung ist grosse Wahrscheinlichkeit, das vieldesempfangenen Pollens in Konstitution übereinkommt mit dem derselben Blüte.

II. Die Population besteht aus Pflanzen, deren Blüten nur oder fast nur befruchtet werden durch Pollen aus anderen Blüten.

Hier sei noch besonders bemerkt, dass wo weiter im Text das Wort Stockbestäubung erwähnt wird, in diesem Begriff eingeschlossen ist auch die eventuelle Selbstbestäubung und die Bestäubung mit Pollen von Pflanzen, welche ungeschlechtlich von der anderen abstammen.

Wir werden jetzt bei unsern Berechnungen voraussetzen, dass x Stockbestäubungen gegen y Kreuzbestäubungen stattfinden, so dass der $\frac{x}{x+y}^{\text{te}}$ Teil der Bestäubungen Stock-, der $\frac{y}{x+y}^{\text{te}}$ Teil Kreuzbestäubungen sind.

Da wir die Zusammensetzung der Population, in Betreff der Konstitution ihrer Glieder, nicht kennen und also nicht wissen wieviel Exemplare von jeder möglichen Kon-

stitution da sind, kennen wir auch nicht das Verhältniss, womit der Pollen von Pflanzen der verschiedenen Konstitutionen an der Bestäubung teilnimmt.

Wir werden bei unsern Berechnungen aber voraussetzen, dass Pflanzen von jeder möglichen Konstitution in gleichem Verhältniss beitragen zur Kreuzbestäubung und dies, weil die Berechnungen bei der vermutlich sich der Wirklichkeit mehr annähernden Annahme, dass ein bestimmtes Individuum gleiche Wahrscheinlichkeit hat durch jedes der anderen Individuen bestäubt zu werden allzu zusammengesetzt werden (Herr Bone hat im Anhang gezeigt, dass wenigstens wenn die Pflanzen nur in einem Genenpaare unterschieden sind, die Resultate in beiden Fällen dieselben sind).

a. Die Pflanzen der Population sind nur in einem Genenpaare verschieden. Sie können also sein AABBCC . . . ., AaBBCC . . . . und aaBBCC . . . .

Wir werden weiter nur die gleichen Genenpaare weglassen und die Population also beschreiben als bestehend aus

AA, Aa und aa.

Fall 1. Die Pflanzen AA werden bestäubt von x Stock- gegen y Kreuzbestäubungen, die letzteren finden also zum dritten Teil durch AA, zum dritten Teil durch Aa, zum dritten Teil durch aa statt.

Das Ergebniss der x Stockbestäubungen ist, dass in der F_1-Generation vorkommen $\frac{x}{x+y}$ AA Pflanzen.

Das Ergebniss der y Kreuzbestäubungen ist folgendes

$\frac{1}{3}$ AA durch AA bestäubt, gibt $\frac{1}{3}$ AA
$\frac{1}{3}$ AA durch Aa bestäubt, gibt $\frac{1}{6}$ AA und $\frac{1}{6}$ Aa.
$\frac{1}{3}$ AA durch aa bestäubt, gibt $\frac{1}{3}$ Aa.

Die y Kreuzbestäubungen geben also $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}$ AA

und $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}$ Aa

Die F_1-Generation besteht also aus

$$AA: \frac{x}{x+y} + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2} = \qquad Aa: \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2} =$$

$$= \frac{2x+y}{2(x+y)} = p \qquad\qquad = \frac{y}{2(x+y)} = q$$

$$p + q \text{ ist also} = 1.$$

Nennen wir die Anzahl AA in der F_1-Generation p, die Anzahl Aa q, dann müssen wir jetzt die F_2-Generation feststellen.

Das Resultat der Stockbestäubungen ist für AA

$$\frac{x}{x+y} \times p\,AA.$$

Das Resultat der Stockbestäubungen ist für Aa

$$\frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{4}\,q\,AA, \quad \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{2}q\ Aa \text{ und } \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{4}q\ aa.$$

Das Resultat der Kreuzbestäubungen ist für die

$$\frac{y}{x+y} \times p\,AA$$

$\frac{1}{3}$ der AA werden bestäubt durch AA und geben $\frac{1}{3}$ AA.
$\frac{1}{3}$ der AA werden bestäubt durch Aa und geben $\frac{1}{6}$ AA und $\frac{1}{6}$ Aa.
$\frac{1}{3}$ der AA werden bestäubt durch aa und geben $\frac{1}{3}$ Aa

also zusammen $\frac{y}{x+y} \cdot \frac{1}{2}p$ AA und $\frac{y}{x+y} \cdot \frac{1}{2}p$ Aa.

Das Resultat der Kreuzbestäubungen ist für die

$$\frac{y}{x+y} \times q\ Aa$$

$\frac{1}{3}$ der Aa werden bestäubt durch AA und geben $\frac{1}{6}$ AA und $\frac{1}{6}$ Aa.

$\frac{1}{3}$ der Aa werden bestäubt durch Aa und geben $\frac{1}{12}$ AA, $\frac{1}{6}$ Aa und $\frac{1}{12}$ aa.

$\frac{1}{3}$ der Aa werden bestäubt durch aa und geben $\frac{1}{6}$ Aa und $\frac{1}{6}$ aa also zusammen $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{4}q$ AA, $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}q$ Aa und $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{4}q$ aa.

Die F_2-Generation besteht also aus

$$AA : \frac{x}{x+y} \times p + \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{4}q + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2}p + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{4}q =$$

$$= \frac{2x+y}{2(x+y)} \times p + \tfrac{1}{4}q = p_1.$$

$$Aa : \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{2}q + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2}p + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2}q =$$

$$= \frac{x}{2(x+y)} \times q + \frac{y}{2(x+y)} = q_1.$$

$$aa : \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{4}q + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{4}q = \tfrac{1}{4}q = r_1$$

$p_1 + q_1 + r_1$ ist also $= 1$.

Und jetzt die F_3-Generation.

Das Resultat der Stockbestäubungen ist für

$$AA : \frac{x}{x+y} \times p_1 \text{ AA},$$

für Aa : $\frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{4}q_1$ AA, $\frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{2}q_1$ Aa und $\frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{4}q_1$ aa.

für aa : $\frac{x}{x+y} \times r_1$ aa.

Das Resultat der Kreuzbestäubungen ist für

AA : $\frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2}p_1$ AA und $\frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2}p_1$ Aa.

Aa : $\frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{4}q_1$ AA, $\frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2}q_1$ Aa und $\frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{4}q_1$ aa.

aa : $\frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2}r_1$ Aa und $\frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2}r_1$ aa.

Die F_3-Generation besteht also aus

$$AA : \frac{x}{x+y} \times p_1 + \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{4}q_1 + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2}p_1 + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{4}q_1 =$$

$$\frac{2x+y}{2(x+y)} \times p_1 + \tfrac{1}{4}q_1 = p_2.$$

$$Aa : \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{2}q_1 + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2}p_1 + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2}q_1 + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2}r_1 =$$

$$\frac{x}{2(x+y)} \times q_1 + \frac{y}{2(x+y)} = q_2.$$

$$\text{aa}: \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{4}q_1 + \frac{x}{x+y} \times r_1 + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{4}q_1 + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2}r_1 =$$

$$\frac{2x+y}{2(x+y)} \times r_1 + \tfrac{1}{4}q_1 = r_2.$$

Kommen wir jetzt zur F_4-Generation, dann haben wir um die Anzahl AA, Aa und aa zu wissen, nur p_1, q_1 und r_1 aus der F_3-Generation zu vertauschen mit p_2, q_2 und r_2.

Da wir nur das Verhältnis zwischen der Anzahl Homo- und Heterozygoten zu wissen brauchen, bestimmen wir nur die Anzahl Aa und kennen die Anzahl der Heterozygoten. Die Zahl der Homozygoten ergiebt sich dann durch Subtraction dieser Anzahl von 1.

In der F_4-Generation ist die Anzahl Aa =

$$\frac{x}{2(x+y)} \times q_2 + \frac{y}{2(x+y)} =$$

$$= \frac{x}{2(x+y)} \left\{ \frac{x}{2(x+y)} \times q_1 + \frac{y}{2(x+y)} \right\} + \frac{y}{2(x+y)} =$$

$$\frac{x^2}{4(x+y)^2} \times q_1 + \frac{xy}{4(x+y)^2} + \frac{y}{2(x+y)} =$$

$$= \frac{x^2}{4(x+y)^2} \left\{ \frac{x}{2(x+y)} \times q + \frac{y}{2(x+y)} \right\} + \frac{xy}{4(x+y)^2} + \frac{y}{2(x+y)} =$$

$$= \frac{x^3}{8(x+y)^3} \times q + \frac{x^2y}{8(x+y)^3} + \frac{xy}{4(x+y)^2} + \frac{y}{2(x+y)} = q_3$$

und da $q = \dfrac{y}{2(x+y)}$ ist, ist die Anzahl Aa $= \dfrac{x^3y}{16(x+y)^4} +$

$$+ \frac{x^2y}{8(x+y)^3} + \frac{xy}{4(x+y)^2} + \frac{y}{2(x+y)}.$$

In der F_n-Generation wird also die Anzahl Aa sein:

$$q_{n-1} = \frac{x^{n-1}y}{2^n(x+y)^n} + \frac{x^{n-2}y}{2^{n-1}(x+y)^{n-1}} + \dots + \frac{xy}{4(x+y)^2} + \frac{y}{2(x+y)}$$

Dies ist eine geometrische Reihe, deren erstes Glied ist $\dfrac{y}{2(x+y)}$, die Proportion $\dfrac{x}{2(x+y)}$ und die Anzahl Glieder n.

Die Summe ist also

$$\frac{y}{2(x+y)} \times \frac{1-\left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^n}{1-\frac{x}{2(x+y)}} = \frac{y}{2(x+y)} \times \frac{1-\left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^n}{\frac{x+2y}{2(x+y)}} =$$

$$= \frac{y}{x+2y}\left\{1-\left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^n\right\} = \frac{y}{x+2y} - \frac{y}{x+2y} \times \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^n.$$

So gross ist also die Anzahl der Heterozygoten. Die Anzahl der Homozygoten ist

$$1 - \frac{y}{x+2y} + \frac{y}{x+2y} \times \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^n = \frac{x+y}{x+2y} + \frac{y}{x+2y} \times \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^n.$$

Fall 2. Die Pflanzen Aa werden bestäubt durch x Stock- gegen y Kreuzbestäubungen, die letzteren finden also zum dritten Teil durch AA, zum dritten Teil durch Aa, zum dritten Teil durch aa statt.

Das Ergebniss der x Stockbestäubungen ist, dass in der F_1-Generation vorkommen

$$\frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{4}\ \text{AA},\ \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{2}\ \text{Aa und}\ \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{4}\ \text{aa}.$$

Das Ergebniss der y Kreuzbestäubungen ist

$$\frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{4}\ \text{AA},\ \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2}\ \text{Aa und}\ \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{4}\ \text{aa}.$$

Die F_1-Generation besteht also aus

$$\text{AA}:\ \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{4} + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{4} = \tfrac{1}{4} = p$$

$$\text{Aa}:\ \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{2} + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2} = \tfrac{1}{2} = q$$

$$\text{aa}:\ \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{4} + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{4} = \tfrac{1}{4} = p$$

Jetzt ist $2p + q = 1$.

Nennen wir wieder die Anzahl AA der F_1Generation p, die Anzahl Aa q und die Anzahl aa wieder p.

Stellen wir jetzt wieder die F_2-Generation fest.

Das Resultat der Stockbestäubungen ist für AA

$$\frac{x}{x+y} \times p \text{ AA},$$

für Aa $\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{4} q$ AA, $\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{2} q$ Aa und $\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{4} q$ aa,

für aa $\frac{x}{x+y} \times p$ aa.

Das Resultat der y Kreuzbestäubungen ist

für AA: $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2} p$ AA und $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2} p$ Aa.

für Aa: $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{4} q$ AA, $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2} q$ Aa und $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{4} q$ aa.

für aa: $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2} p$ Aa und $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2} p$ aa.

Die F_2-Generation besteht also aus

$$\text{AA: } \frac{x}{x+y} \times p + \frac{x}{x+y} \times \frac{1}{4} q + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2} p + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{4} q =$$

$$= \frac{2x+y}{2(x+y)} \times p + \frac{1}{4} q = p_1$$

$$\text{Aa: } \frac{x}{x+y} \times \frac{1}{2} q + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2} p + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2} q + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2} p =$$

$$= \frac{x}{2(x+y)} \times q + \frac{y}{2(x+y)} = q_1$$

$$\text{aa: } \frac{x}{x+y} \times \frac{1}{4} q + \frac{x}{x+y} \times p + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{4} q + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2} p =$$

$$= \frac{2x+y}{2(x+y)} \times p + \frac{1}{4} q = p_1$$

Wieder ist $2p_1 + q_1 = 1$.

Jetzt die F_3-Generation.

Das Resultat der Stockbestäubungen ist für AA:

$$\frac{x}{x+y} \times p_1 \text{ AA}.$$

für Aa: $\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{4}q_1$ AA, $\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{2}q_1$ Aa und $\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{4}q_1$ aa.

fur aa: $\frac{x}{x+y} \times p_1$ aa.

Das Resultat der Kreuzbestäubungen ist für

AA: $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}p_1$ AA und $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}p_1$ Aa.

Aa; $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{4}q_1$ AA, $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}q_1$ Aa und $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{4}q_1$ aa.

aa: $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}p_1$ AA und $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}p_1$ aa.

Die F_3-Generation besteht also aus

$$\text{AA}: \frac{x}{x+y} \times p_1 + \frac{x}{x+y} \times \frac{1}{4}q_1 + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}p_1 + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{4}q_1 =$$
$$= \frac{2x+y}{2(x+y)} \times p_1 + \frac{1}{4}q_1 = p_2$$

$$\text{Aa}: \frac{x}{x+y} \times \frac{1}{2}q_1 + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}p_1 + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}q_1 + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}p_1 =$$
$$= \frac{x}{2(x+y)} \times q_1 + \frac{y}{2(x+y)} = q_2$$

$$\text{aa}: \frac{x}{x+y} \times \frac{1}{4}q_1 + \frac{x}{x+y} \times p_1 + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{4}q_1 + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}p_1 =$$
$$= \frac{2x+y}{2(x+y)} \times p_1 + \frac{1}{4}q_1 = p_2$$

F_4-Generation.

Um die Anzahl AA, Aa und aa zu wissen, brauchen wir nur p_1 und q_1 aus der F_3-Generation zu vertauschen mit p_2 und q_2.

Auch hier genügt es wieder, dass wir, wie in Fall 1, die Anzahl Aa bestimmen.

Diese Anzahl ist $= \frac{x}{2(x+y)} \times q_2 + \frac{y}{2(x+y)} =$

$$= \frac{x}{2(x+y)} \left\{ \frac{x}{2(x+y)} \times q_1 + \frac{y}{2(x+y)} \right\} + \frac{y}{2(x+y)} =$$

$$= \frac{x^2}{4(x+y)^2} \times q_1 + \frac{xy}{4(x+y)^2} + \frac{y}{2(x+y)} =$$

$$= \frac{x^2}{4(x+y)^2} \left\{ \frac{x}{2(x+y)} \times q + \frac{y}{2(x+y)} \right\} + \frac{xy}{4(x+y)^2} + \frac{y}{2(x+y)} =$$

$$= \frac{x^3}{8(x+y)^3} \times q + \frac{x^2y}{8(x+y)^3} + \frac{xy}{4(x+y)^2} + \frac{y}{2(x+y)} =$$

$$= \frac{x^3}{8(x+y)^3} \times \frac{1}{2} + \frac{y}{2(x+y)} \left\{ \frac{x^2}{4(x+y)^2} + \frac{x}{2(x+y)} + 1 \right\} = q_3.$$

In der F_n-Generation wird also die Anzahl Aa sein

$$= \frac{x^{n-1}}{2^n(x+y)^{n-1}} + \frac{y}{2(x+y)} \left\{ \frac{x^{n-2}}{2^{n-2}(x+y)^{n-2}} + \dots + \frac{x}{2(x+y)} + 1 \right\} =$$

$$= \frac{x^{n-1}}{2^n(x+y)^{n-1}} + \frac{y}{2(x+y)} \times \frac{1 - \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1}}{1 - \frac{x}{2(x+y)}} =$$

$$= \frac{x^{n-1}}{2^n(x+y)^{n-1}} + \frac{y}{x+2y} \left\{ 1 - \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} \right\} =$$

$$= \frac{y}{x+2y} + \frac{x^{n-1}}{2^{n-1}(x+y)^{n-1}} \left\{ \frac{1}{2} - \frac{y}{x+2y} \right\} =$$

$$= \frac{y}{x+2y} - \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} \times \frac{x}{2(x+2y)} =$$

$$= \frac{y}{x+2y} + \frac{x+y}{x+2y} \times \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^n.$$

So gross ist also die Anzahl der Heterozygoten. Die Anzahl der Homozygoten is dann

$$1 - \frac{y}{x+2y} - \frac{x+y}{x+2y} \times \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^n =$$

$$= \frac{x+y}{x+2y} - \frac{x+y}{x+2y} \times \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^n.$$

Fall 3. Die Pflanzen aa werden bestäubt durch x Stock- gegen y Kreuzbestäubungen, die letzteren finden

also zum dritten Teil durch AA, zum dritten Teil durch Aa, zum dritten Teil durch aa statt.

Das Resultat wird hier ganz dasselbe sein wie in Fall 1, unter der Voraussetzung, dass wir statt AA aa und statt aa AA stellen. Was die Anzahl Aa betrifft, so wird sie dieselbe sein wie in Fall 1.

Das Resultat der ganzen Berechnung ist also einigermassen verschieden in Fall 2, im Vergleich zu den Fällen 1 und 3.

Wenn aber die Zahl n gross ist, haben in allen Fällen die zweiten Glieder einen Wert, der so klein ist, dass wir ruhig sagen können, dass die Formel für die Zahl der Homozygoten in allen Fällen $\frac{x+y}{x+2y}$ und für die Heterozygoten $\frac{y}{x+2y}$ ist.

Wenn die Pflanzen einer Population, welche nur in einem Genenpaare verschieden sind, in vielen auf einander folgenden Generationen x Stock- und y Kreuzbestäubungen ausgesetzt sind, dann ist schliesslich die Anzahl Homozygoten $\frac{x+y}{x+2y}$, die Anzahl Heterozygoten $\frac{y}{x+2y}$.

b. Die Pflanzen der Population sind verschieden in 2 Genenpaaren.

Sie können also sein AABBCC . . , ., AABbCC . . . ., AAbbCC . . . . ., AaBBCC . . . . ., AaBbCC . . . . ., AabbCC . . . ., aaBBCC . . . ., aaBbCC . . . . und aabbCC . . . .

Auch jetzt werden wir wieder die gleichen Genenpaare weglassen und die Population beschreiben, als bestehend aus

AABB, AABb, AAbb, AaBB, AaBb, Aabb,
aaBB, aaBb, aabb.

Da die Anzahl der in ihrer Konstitution verschiedenen Individuen hier viel grösser ist als bei *a*, werden wir hier

2 Tabellen voranschicken, welche bei den weiteren Berechnungen gebraucht werden können.

I. Tabelle für Selbstbestäubung, wenn 2 Genenpaare verschieden sind.

	AABB	AABb	AAbb	AaBB	AaBb	Aabb	aaBB	aaBb	aabb
AABB	1								
AABb	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$						
AAbb			1						
AaBB	$\frac{1}{4}$			$\frac{1}{2}$			$\frac{1}{4}$		
AaBb	$\frac{1}{16}$	$\frac{2}{16}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{2}{16}$	$\frac{4}{16}$	$\frac{2}{16}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{2}{16}$	$\frac{1}{16}$
Aabb			$\frac{1}{4}$			$\frac{1}{2}$			$\frac{1}{4}$
aaBB							1		
aaBb							$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$
aabb									1

Diese Tabelle zeigt, dass, wenn z.B. AABB durch Selbstbestäubung befruchtet wird, alle entstehenden Pflanzen AABB sind und wenn z.B. AaBb auf dieselbe Weise befruchtet wird, die folgende Generation bestehen wird aus $\frac{1}{16}$ AABB, $\frac{2}{16}$ AABb, $\frac{1}{16}$ AAbb, $\frac{2}{16}$ AaBB, $\frac{4}{16}$ AaBb, $\frac{2}{16}$ Aabb, $\frac{1}{16}$ aaBB, $\frac{2}{16}$ aaBb und $\frac{1}{16}$ aabb.

II. Tabelle für Kreuzbestäubung, wenn 2 Genenpaare verschieden sind.

Diese Tabelle zeigt, dass, wenn z.B. AABB durch Kreuzbestäubung befruchtet wird durch alle Konstitutionen der Population, entstehen werden $\frac{1}{4}$ AABB, $\frac{1}{4}$ AABb, $\frac{1}{4}$ AaBB und $\frac{1}{4}$ AaBb.

	AABB	AABb	AAbb	AaBB	AaBb	Aabb	aaBB	aaBb	aabb
AABB	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$		$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$				
AABb	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{8}$			
AAbb		$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$		$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$			
AaBB	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$		$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$		$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$	
AaBb	$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{16}$
Aabb		$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$		$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$		$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$
aaBB				$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$		$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	
aaBb				$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{8}$
aabb					$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$		$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$

Wir werden jetzt anfangen zu berechnen, wie die auf einander folgenden Generationen aussehen werden, welche entstehen, wenn AaBb durch x Stock- und y Kreuzbestäubungen befruchtet wird.

F_1-Generation.

AABB $\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{16} + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{16} = \frac{1}{16} = p$

AABb $\frac{x}{x+y} \times \frac{2}{16} + \frac{y}{x+y} \times \frac{2}{16} = \frac{2}{16} = q$

AAbb $\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{16} + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{16} = \frac{1}{16} = p$

AaBB $\frac{x}{x+y} \times \frac{2}{16} + \frac{y}{x+y} \times \frac{2}{16} = \frac{2}{16} = q$

AaBb $\frac{x}{x+y} \times \frac{4}{16} + \frac{y}{x+y} \times \frac{4}{16} = \frac{4}{16} = r$

Aabb $\frac{x}{x+y} \times \frac{2}{16} + \frac{y}{x+y} \times \frac{2}{16} = \frac{2}{16} = q$

aaBB $\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{16} + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{16} = \frac{1}{16} = p$

aaBb $\frac{x}{x+y} \times \frac{2}{16} + \frac{y}{x+y} \times \frac{2}{16} = \frac{2}{16} = q$

aabb $\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{16} + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{16} = \frac{1}{16} = p$

Die F_1-Generation besteht also aus $\frac{1}{4}$ Homozygoten, $\frac{1}{2}$ Monoheterozygoten und $\frac{1}{4}$ Diheterozygoten.

F_2-Generation.

Selbstbestäubungstabelle.

	AABB	AABb	AAbb	AaBB	AaBb	Aabb	aaBB	aaBb	aabb
AABB	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{16}$								
AABb	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{32}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{16}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{32}$						
AAbb			$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{16}$						
AaBB	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{32}$			$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{16}$			$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{32}$		
AaBb	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{64}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{32}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{64}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{32}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{16}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{32}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{64}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{32}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{64}$
Aabb			$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{32}$			$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{16}$			$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{32}$
aaBB							$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{16}$		
aaBb							$\frac{x}{x \times y} \times \frac{1}{32}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{16}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{32}$
aabb									$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{16}$
Zusammen	$\frac{x}{x+y} \times \frac{9}{64}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{6}{64}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{9}{64}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{6}{64}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{4}{64}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{6}{64}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{9}{64}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{6}{64}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{9}{64}$

Kreuzbestäubungstabelle.

	AABB	AABb	AAbb	AaBB	AaBb	Aabb	aaBB	aaBb	aabb
AABB	y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$		y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$				
AABb	y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{32}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{32}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$			
AAbb		y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$		y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$			
AaBB	y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$		y / $x+y$ × $\frac{1}{32}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{32}$		y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$	
AaBb	y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{32}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{32}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{16}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{32}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{32}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$
Aabb		y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$		y / $x+y$ × $\frac{1}{32}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{32}$		y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$
aaBB				y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$		y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$	
aaBb				y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{32}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{32}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$
aabb					y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$		y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$	y / $x+y$ × $\frac{1}{64}$
Zusammen	y / $x+y$ × $\frac{4}{64}$	y / $x+y$ × $\frac{8}{64}$	y / $x+y$ × $\frac{4}{64}$	y / $x+y$ × $\frac{8}{64}$	y / $x+y$ × $\frac{16}{64}$	y / $x+y$ × $\frac{8}{64}$	y / $x+y$ × $\frac{4}{64}$	y / $x+y$ × $\frac{8}{64}$	y / $x+y$ × $\frac{4}{64}$

Die F_2-Generation besteht also aus

$$\text{AABB} \quad \tfrac{4}{64} + \frac{x}{x+y} \times \tfrac{5}{64}$$

$$\text{AABb} \quad \tfrac{6}{64} + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{2}{64}$$

$$\text{AAbb} \quad \tfrac{4}{64} + \frac{x}{x+y} \times \tfrac{5}{64}$$

$$\text{AaBB} \quad \tfrac{6}{64} + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{2}{64}$$

$$\text{AaBb} \quad \tfrac{4}{64} + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{12}{64}$$

$$\text{Aabb} \quad \tfrac{6}{64} + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{2}{64}$$

$$\text{aaBB} \quad \tfrac{4}{64} + \frac{x}{x+y} \times \tfrac{5}{64}$$

$$\text{aaBb} \quad \tfrac{6}{64} + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{2}{64}$$

$$\text{aabb} \quad \tfrac{4}{64} + \frac{x}{x+y} \times \tfrac{5}{64}$$

Hieraus erhellt, dass die 4 Homozygotenarten in der F_1- und F_2-Generation stets in gleicher Anzahl vorkommen; gleichfalls die 4 Monoheterozygoten, während es nur eine Diheterozygotenart giebt.

Nennen wir bei der F_1-Generation die Anzahl AABB p, dann ist dies also auch die Anzahl AAbb, aaBB und aabb. Nennen wir die Anzahl AABb q, dann ist auch die Anzahl AaBB, Aabb und aaBb q. Die Anzahl AaBb nennen wir r, dann ist also $4p + 4q + r = 1$.

Benutzen wir diese p, q und r um die Anzahl jeder Art in der F_2-Generation auszudrücken, dann finden wir

$$\text{AABB:} \quad \frac{x}{x+y}\left(p + \tfrac{1}{2}q + \tfrac{1}{16}r\right) + \frac{y}{x+y}\left(\tfrac{1}{4}p + \tfrac{1}{4}q + \tfrac{1}{16}r\right) =$$

$$= \frac{x}{x+y}\left(p + \tfrac{1}{2}q + \tfrac{1}{16}r\right) + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{16} = p_1$$

AABb: $\frac{x}{x+y}(\frac{1}{2}q+\frac{1}{8}r)+\frac{y}{x+y}(\frac{1}{2}p+\frac{1}{2}q+\frac{1}{8}r)=$

$$=\frac{x}{x+y}(\tfrac{1}{2}p+\tfrac{1}{8}r)+\frac{y}{x+y}\times\tfrac{1}{8}=q_1$$

AAbb: wie AABB.

AaBB: wie AABb.

AaBb: $\frac{x}{x+y}\times\frac{1}{4}r+\frac{y}{x+y}(p+q+\frac{1}{4}r)=$

$$=\frac{x}{x+y}\times\tfrac{1}{4}r+\frac{y}{x+y}\times\tfrac{1}{4}=r_1$$

Aabb: wie AABb.

aaBB: wie AABB.

aaBb: wie AABb.

aabb: wie AABB.

F_3-Generation.

In der F_3-Generation ist also

$$p_2=\frac{x}{x+y}(p_1+\tfrac{1}{2}q_1+\tfrac{1}{16}r_1)+\frac{y}{x+y}\times\tfrac{1}{16}$$

$$q_2=\frac{x}{x+y}(\tfrac{1}{2}q_1+\tfrac{1}{8}r_1)+\frac{y}{x+y}\times\tfrac{1}{8}$$

und $r_2=\frac{x}{x+y}\times\frac{1}{4}r_1+\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{4}$.

So wird also nun auch in der F_n-Generation

$$p_{n-1}=\frac{x}{x+y}(p_{n-2}+\tfrac{1}{2}q_{n-2}+\tfrac{1}{16}r_{n-2})+\frac{y}{x+y}\times\tfrac{1}{16}$$

$$q_{n-1}=\frac{x}{x+y}(\tfrac{1}{2}q_{n-2}+\tfrac{1}{8}r_{n-2})+\frac{y}{x+y}\times\tfrac{1}{8}$$

$$r_{n-1}=\frac{x}{x+y}\times\tfrac{1}{4}r_{n-2}+\frac{y}{x+y}\times\tfrac{1}{4}\text{ sein.}$$

Es ist uns darum zu tun, die Anzahl Homozygoten in dieser Generation kennen zu lernen, also $4p_{n-1}$. Man kann aber diese Anzahl auch finden, wenn wir die Anzahl Heterozygoten (also $4q_{n-1}+r_{n-1}$) berechnen und diese Zahl von 1 abziehen. Die letztgenannte Berechnung ist etwas einfacher, deshalb machen wir diese hier.

$$r_{n-1} = \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{4} r_{n-2} + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{4} =$$

$$= \frac{x}{4(x+y)} \left\{ \frac{x}{4(x+y)} \times r_{n-3} + \frac{y}{4(x+y)} \right\} + \frac{y}{4(x+y)} =$$

$$= \frac{x^2}{4^2(x+y)^2} \times r_{n-3} + \frac{y}{4(x+y)} \left\{ \frac{x}{4(x+y)} + 1 \right\} =$$

$$= \left(\frac{x}{4(x+y)}\right)^2 \left\{ \frac{x}{4(x+y)} \times r_{n-4} + \frac{y}{4(x+y)} \right\} + \frac{y}{4(x+y)} \left\{ \frac{x}{4(x+y)} + 1 \right\} =$$

$$= \left(\frac{x}{4(x+y)}\right)^3 \cdot r_{n-4} + \frac{y}{4(x+y)} \left\{ \left(\frac{x}{4(x+y)}\right)^2 + \frac{x}{4(x+y)} + 1 \right\}.$$

u. s. w.

$$= \left(\frac{x}{4(x+y)}\right)^{n-1} \times r + \frac{y}{4(x+y)} \left\{ \left(\frac{x}{4(x+y)}\right)^{n-2} + \ldots + \frac{x}{4(x+y)} + 1 \right\} =$$

$$= \left(\frac{x}{4(x+y)}\right)^{n-1} \times r + \frac{y}{4(x+y)} \times \frac{1 - \left(\frac{x}{4(x+y)}\right)^{n-1}}{1 - \frac{x}{4(x+y)}}$$ und da $r\ \tfrac{1}{4}$ ist

$$= \left(\frac{x}{4(x+y)}\right)^{n-1} \times \tfrac{1}{4} + \frac{y}{3x+4y} \times \left\{ 1 - \left(\frac{x}{4(x+y)}\right)^{n-1} \right\} =$$

$$= \frac{y}{3x+4y} + \left(\frac{x}{4(x+y)}\right)^{n-1} \left\{ \tfrac{1}{4} - \frac{y}{3x+4y} \right\} =$$

$$= \frac{y}{3x+4y} + \left(\frac{x}{4(x+y)}\right)^{n-1} \times \frac{3x}{4(3x+4y)}.$$

Berechnen wir jetzt q_{n-1}

$$q_{n-1} = \frac{x}{2(x+y)} \times q_{n-2} + \frac{x}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4} r_{n-2} + \frac{y}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4}$$

und da $q_{n-2} = \frac{x}{2(x+y)} \times q_{n-3} + \frac{x}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4} r_{n-3} +$

$+ \frac{y}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4}$ ist, also $q_{n-1} = \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^2 \cdot q_{n-3} + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^2 \times$

$\times \tfrac{1}{4} r_{n-3} + \frac{x}{2(x+y)} \times \frac{y}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4} + \frac{x}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4} r_{n-2} +$

$+ \frac{y}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4}$ und da $q_{n-3} = \frac{x}{2(x+y)} \times q_{n-4} +$

$+ \frac{x}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4} r_{n-4} + \frac{y}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4}$ ist, also

$$q_{n-1} = \left(\frac{x}{2(x-y)}\right)^3 \times q_{n-4} + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^3 \times \tfrac{1}{4} r_{n-4} +$$

$$+ \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^2 \times \frac{y}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4} + \left(\frac{x}{2(x-y)}\right)^2 \times \tfrac{1}{4} r_{n-3} +$$

$$+ \frac{x}{2(x+y)} \times \frac{y}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4} + \frac{x}{2(x-y)} \times \tfrac{1}{4} r_{n-2} + \frac{y}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4} =$$

$$= \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^3 \times q_{n-4} + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^3 \times \tfrac{1}{4} r_{n-4} + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^2 \times$$

$$\times \tfrac{1}{4} r_{n-3} + \frac{x}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4} r_{n-2} + \left(\frac{x}{2(x-y)}\right)^2 \times \frac{y}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4} +$$

$$+ \frac{x}{2(x+y)} \times \frac{y}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4} + \frac{y}{2(x-y)} \times \tfrac{1}{4}. \text{ u.s.w.}$$

$$q_{n-1} = \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} \times q + \frac{x}{8(x-y)} \left\{ \left(\frac{x}{2(x-y)}\right)^{n-2} \times r + \right.$$

$$\left. + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-3} \times r_1 + \ldots\ldots + r_{n-2} \right\} +$$

$$+ \frac{y}{8(x+y)} \left\{ \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-2} + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-3} + \ldots + \frac{x}{2(x+y)} + 1 \right\}$$

und da

$$r = \frac{y}{3x+4y} + \frac{3x}{4(3x+4y)}, \; r_1 = \frac{y}{3x+4y} + \frac{x}{4(x+y)} \times \frac{3x}{4(3x+4y)},$$

$$r_2 = \frac{y}{3x+4y} + \left(\frac{x}{4(x+y)}\right)^2 \times \frac{3x}{4(3x+4y)}, \; \ldots\ldots\ldots\ldots$$

$$r_{n-2} = \frac{y}{3x+4y} + \left(\frac{x}{4(x+y)}\right)^{n-2} \times \frac{3x}{4(3x+4y)}, \text{ ist}$$

$$q_{n-1} = \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} \times q + \frac{x}{8(x+y)} \times \frac{y}{3x+4y} \times$$

$$\left\{ \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-2} + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-3} - \ldots - \frac{x}{2(x+y)} + 1 \right\} +$$

$$+ \frac{x}{8(x+y)} \times \frac{3x}{4(3x+4y)} \times \left\{ \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-2} + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-2} \times \right.$$

$$\left. \times \tfrac{1}{2} + \left(\frac{x}{2(x-y)}\right)^{n-2} \times \tfrac{1}{4} - \ldots \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-2} \times (\tfrac{1}{2})^{n-2} \right\} +$$

$$+ \frac{y}{8(x+y)} \left\{ \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-2} + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-3} + \ldots + \frac{x}{2(x+y)} + 1 \right\}$$

und da $q = \frac{1}{8}$ ist $q_{n-1} = \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} \times \frac{1}{8} + \frac{x}{8(x+y)} \times \frac{y}{3x+4y} \times$

$$\times \frac{1 - \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1}}{1 - \frac{x}{2(x+y)}} + \frac{x}{8(x+y)} \times \frac{3x}{4(3x+4y)} \times$$

$$\times \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-2} \left\{1 + \tfrac{1}{2} + \ldots (\tfrac{1}{2})^{n-2}\right\} + \frac{y}{8(x+y)} \times$$

$$\times \frac{1 - \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1}}{1 - \frac{x}{2(x+y)}} = \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} \times \tfrac{1}{8} + \frac{x}{4(x+2y)} \times$$

$$\times \frac{y}{3x+4y} \times \left\{1 - \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1}\right\} + \frac{x}{8(x+y)} \times \frac{3x}{4(3x+4y)} \times$$

$$\times \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-2} \times \left(\frac{1 - (\frac{1}{2})^{n-1}}{1 - \frac{1}{2}}\right) + \frac{y}{4(x+2y)} \times \left\{1 - \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1}\right\} =$$

$$= \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} \times \tfrac{1}{8} + \frac{x}{4(x+2y)} \times \frac{y}{3x+4y} - \frac{x}{4(x+2y)} \times$$

$$\times \frac{y}{3x+4y} \times \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} + \tfrac{1}{2} \times \frac{3x}{4(3x+4y)} \times \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} -$$

$$- \tfrac{1}{2} \times \frac{3x}{4(3x+4y)} \times \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} \times (\tfrac{1}{2})^{n-1} +$$

$$+ \frac{y}{4(x+2y)} - \frac{y}{4(x+2y)} \times \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} =$$

$$= \frac{xy}{4(x+2y)(3x+4y)} + \frac{y}{4(x+2y)} + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1}$$

$$\left\{\tfrac{1}{8} - \frac{xy}{4(x+2y)(3x+4y)} + \tfrac{1}{2} \times \frac{3x}{4(3x+4y)} -\right.$$

$$\left. - \tfrac{1}{2} \times \frac{3x}{4(3x+4y)} \times (\tfrac{1}{2})^{n-1} - \frac{y}{4(x+2y)}\right\} =$$

$$= \frac{xy + 3\,xy + 4y^2}{4(x+2y)(3x+4y)} + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} \times$$

$$\times \left\{\frac{3x^2 + 10xy + 8y^2 - 2xy + 3x^2 + 6xy - 6xy - 8y^2 - 3x(x+2y)(\frac{1}{2})^{n-1}}{8(x+2y)(3x+4y)}\right\} =$$

$$= \frac{y(x+y)}{(x+2y)(3x+4y)} + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} \times \frac{6x^2+8xy}{8(x+2y)(3x+4y)} -$$

$$- \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} \times \frac{3x}{8(3x+4y)} \times \left(\tfrac{1}{2}\right)^{n-1} =$$

$$= \frac{y(x+y)}{(x+2y)(3x+4y)} + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} \times \frac{x}{4(x+2y)} -$$

$$- \left(\frac{x}{4(x+y)}\right)^{n-1} \times \frac{3x}{8(3x+4y)}.$$

Also ist

$$4q_{n-1} = \frac{4y(x+y)}{(x+2y)(3x+4y)} + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} \times \frac{x}{x+2y} - \left(\frac{x}{4(x+y)}\right)^{n-1} \times \frac{3x}{2(3x+4y)}$$

$$r_{n-1} = \frac{y}{3x+4y} + \left(\frac{x}{4(x+y)}\right)^{n-1} \times \frac{3x}{4(3x+4y)}$$

$$4q_{n-1} + r_{n-1} = \frac{y(5x+6y)}{(x+2y)(3x+4y)} + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} \times \frac{x}{x+2y} - \left(\frac{x}{4(x+y)}\right)^{n-1} \times \frac{3x}{4(3x+4y)}$$

also $4p_{n-1} = 1 - (4q_{n-1} + r_{n-1})$

$$4p_{n-1} = \frac{(3x+2y)(x+y)}{(x+2y)(3x+4y)} - \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} \times \frac{x}{x+2y} +$$

$$+ \left(\frac{x}{4(x+y)}\right)^{n-1} \times \frac{3x}{4(3x+4y)}.$$

So gross ist also die Anzahl Homozygoten.

Ist n eine einigermassen grosse Zahl, dann sind die letzten 2 Glieder so klein, dass sie keinen Einfluss haben. Wir können also sagen, dass die Anzahl der Homozygoten ist:

$$\frac{(x+y)}{(x+2y)} \times \frac{(3x+2y)}{(3x+4y)}$$

und die Anzahl der Heterozygoten:

$$\frac{y}{(x+2y)} \times \frac{(5x+6y)}{(3x+4y)}$$

Wir sind hierbei ausgegangen von den Pflanzen AaBb. Genau genommen, müssten wir auch dieselben Berechnungen machen, wenn wir ausgingen von Pflanzen anderer Konstitutionen, aber dies ist überflüssig, denn wo die Pflanzen nur in 1 Genenpaar verschieden sind, hat sich ergeben, dass das Resultat ganz dasselbe ist, ob man von der einen oder einer anderen Konstitution ausgeht und das wird auch hier wohl der Fall sein.

Wir kommen also zur folgenden Regel:

Wenn die Pflanzen einer Population, die in 2 Genenpaaren verschieden sind, in vielen auf einander folgenden Generationen x Stock- und y Kreuzbestäubungen durch alle andere Pflanzen ausgesetzt sind, ist die Anzahl Homozygoten $\frac{x+y}{x+2y} \times \frac{3x+2y}{3x+4y}$ und die Anzahl Heterozygoten $\frac{y}{x+2y} \times \frac{5x+6y}{3x+4y}$.

Nach vielen Generationen war die Anzahl Homozygoten bei Pflanzen, welche nur in einem Genenpaare verschieden sind, $\frac{x+y}{x+2y}$; bei Pflanzen, welche in 2 Genenpaaren differieren, beläuft sich die Anzahl auf $\frac{x+y}{x+2y} \times \frac{3x+2y}{3x+4y}$, ist also kleiner.

Da die Berechnung bei Pflanzen, welche in 3 Genenpaaren verschieden sind, allzu kompliciert wird, werden wir hier das Resultat der im Anhang gegebenen mathematischen Entwicklung geben. Es zeigt sich, dass in diesem Falle die Anzahl Homozygoten ist

$$\frac{(x+y)}{(x+2y)} \times \frac{21x^2+28xy+8y^2}{(3x+4y)(7x+8y)}.$$

Die Anzahl Homozygoten beläuft sich also nach einer grossen Anzahl Generationen

	Bei einem Genenpaare Differenz.	Bei 2 Genenpaaren Differenz.	Bei 3 Genenpaaren Differenz.
Nach nur Selbstbestäubung $x = 1$ $y = 0$	1	1	1
Nach 20 Stockbestäubungen gegen 1 Kreuzbestäubung $x = \frac{20}{21}$ $y = \frac{1}{21}$	0,955	0,925	0,904
Nach 1 Stockbestäubung gegen 1 Kreuzbestäubung $x = \frac{1}{2}$ $y = \frac{1}{2}$	0,667	0,476	0,362
Nach nur Kreuzbestäubung $x = 0$ $y = 1$	0,500	0,250	0,125

Echte Kreuzbestäubung. Für unsere weiteren Folgerungen müssen wir auch wissen, wie die Population aussehen wird bei ausschliesslich echter Kreuzbestäubung. Aus obenstehender Tabelle ergibt sich, dass nach einer grossen Anzahl Generationen bei einem Genenpaare Differenz die Zahl der Homozygoten $\frac{1}{2}$ ist, bei 2 und 3 Genenpaaren Differenz resp. $\frac{1}{4}$ und $\frac{1}{8}$ und hieraus folgt, dass bei k verschiedenen Genenpaaren die Zahl der Homozygoten $(\frac{1}{2})^k$ sein wird, also sehr klein, wenn k ziemlich gross ist.

Versuche über Stock- und Kreuzbestäubung. Jetzt werden wir untersuchen, ob die Ergebnisse der Versuche über Stock- und Kreuzbestäubung im Zusammenhang mit unsern Berechnungen uns auch noch etwas mehr lehren können über Homo- und Heterozygoten.

Es sind wieder hauptsachlich die Versuche von Shull

und noch mehr die von East und Hayes mit Mais, welche hier zu besprechen sind.

Mais wird durch den Wind bestäubt und der Platz der männlichen Blüten hinsichtlich der weiblichen ist so, dass Stockbestäubung wenig, echte Kreuzbestäubung am meisten vorkommen wird.

Die genannten Untersucher bestäubten, wie wir schon wissen, die Maispflanzen künstlich mit eigenem Blütenstaube und dabei fanden sie, dass die Population sowohl in vegetativer Kraft als in Fruchtbarkeit (gemessen durch den Körnerertrag) abnahm.

Ein Paar Beispiele noch, entlehnt aus E. M. East and H. K. Hayes. Heterozygosis in evolution and in plant breeding (U. S. Department of Agriculture, Bureau of Plantindustry, Bulletin 243).

Eine Maisrasse hatte 1908 ein Ertrag an Körnern pro Acre von 70,5 Bushels. Das Material wurde jetzt der Inzucht unterworfen und in den Jahren 1909, 1910, 1911 war der Ertrag 56,0, 67,0 und 39,1 Bushels.

Eine andere Rasse gab in 1905 einen Ertrag von Körnern pro Acre von 88,0 Bushels. Bei Selbstbestäubung wurden diese Erträge in den Jahren 1906, 1907, 1908, 1909, 1910 und 1911 60,9, 59,3, 46,0, 59,7, 65,5 und 33,3 Bushels (hierbei muss bemerkt werden, dass 1909 ein einigermassen, 1911 ein sehr ungünstiges Jahr war, in Bezug auf die Witterung).

Wenn wir aber die Konstitution eines Maisfeldes in der freien Natur kennen wollen, müssen wir die Resultate einer andern Serie Versuche mitteilen.

Wir wissen schon aus unsern Berechnungen, dass ein Maisfeld, dass fast ausschliesslich durch Kreuzbestäubung befruchtet wird, etwa $(\frac{1}{2})^k$ an Homozygoten zählt und obwohl wir nicht wissen, wie gross k in einem solchen Felde ist, so dürfen wir doch wohl voraussetzen, dass diese Zahl nicht sehr klein sein wird. Wir können also

wohl sagen, dass das Feld grossenteils aus Heterozygoten von verschiedener Konstitution bestehen wird.

Und jetzt die Versuche. Die Untersucher kreuzten die Homozygoten, welche durch Inzucht entstanden waren, wieder. Ein Beispiel entlehnt bei Shull ist das folgende.

Eine Rasse, welche durchschnittlich bei Fremdbestäubung 80 Bushels pro Acre gab, wurde während einigen Generationen selbstbestäubt. Dabei entstanden verschiedene Biotypen, u.A. ein Paar sehr wenig ertragreiche von etwa 14, bezw. 12 Bushels. Diese wurden gekreuzt und die F_1-Generation gab sofort einen Ertrag, der dem der ursprunglichen Generation ähnlich war.

East's Versuche hatten dasselbe Resultat, wie aus folgender Tabelle sich ergibt

P-Biotypen.	F_1-Generation.	Mittel der P-Biotypen.	Steigerung.
25,4 × 26,0	48,9	25,7	23,2 = 90 %
25,4 × 27,7	67,4	26,6	40,8 = 153 %
26,0 × 27,7	37,3	26,9	10,4 = 39 %
41,3 × 27,7	58,0	34,5	23,5 = 68 %

Aus diesen Versuchen ergibt sich

1⁰. Nicht alle Heterozygoten sind gleich kräftig.

2⁰. Die kräftigsten Homozygoten sind weniger kräftig als die kräftigsten Heterozygoten.

3⁰. Das ursprungliche Feld bestand aus sehr kräftigen Heterozygoten.

Ueber das zuletzt genannte Resultat brauchen wir uns nicht zu wundern.

Ein Maisbestand in der freien Natur besteht, wie wir

oben sahen, hauptsächlich aus Heterozygoten von verschiedener Konstitution, also auch, wie sich oben (1°) ergab, von verschiedener Kraft. Bei den auf einander folgenden Generationen werden also die weniger kräftigen Hetero- und Homozygotenkombinationen durch die Selektion ausgemerzt und die kräftigsten Heterozygoten (wahrscheinlich gemischt mit einigen sehr kräftigen Homozygoten) werden übrig bleiben.

Noch ein Resultat von Shull's Versuchen sei hier erwähnt. Er fand nämlich, dass die F_1-Generation, welche gegen 80 Bushels ergab und die entstanden war durch Kreuzung von 2 P-Generationen mit Erträgen von 14 und 12 Bushels, als F_2-Generation eine deutliche Abnahme der Leistungsfähigkeit zeigte und in anderen Fällen blieb die F_2-Generation noch viel weiter hinter F_1 zurück.

Dieses erklärt er wie folgt: Eine F_1-Generation, welche entstanden ist aus 2 Homozygoten, ist heterozygotisch für alle Genenpaare, wodurch die Homozygoten von einander verschieden waren. So entsteht aus AABBcc und aabbCC AaBbCc. Bei Paarung dieser für die F_2-Generation entstehen wohl wieder dieselben Heterozygoten, doch auch andere nicht so stark heterozygotische.

Seine Versuche ergaben also das Resultat:

Die Individuen mit maximaler Heterozygotie sind kräftiger als die nicht so stark heterozygotischen.

Stimmen die gefundenen Resultate nun auch überein mit den Ergebnissen der Versuche von East und Hayes mit Tabak, einer Pflanze, welche sich in der Natur gewöhnlich durch Selbstbestäubung vermehrt, so dass ein Feld aus verschiedenen der kräftigsten homozygotischen Linien besteht?

East und Hayes kreuzten 2 einander sehr ähnliche Biotypen, wovon also zu erwarten war, dass sie nicht in vielen Genenpaaren von einander verschieden wären und sie fanden, dass die F_1-Generation nicht oder nicht viel kräftiger war.

In diesem Falle entstanden also Heterozygoten, welche nicht stark heterozygotisch waren und es ist klar, in Beziehung auf Obengesagtes, dass sie nicht oder nicht viel kräftiger waren als die kräftigen Homozygoten, aus welchen sie entstanden sind.

Auch kreuzten sie 2 Biotypen, welche einander weniger ähnlich waren, da sie zu verschiedenen Varietäten gehörten, nämlich *Nicotiana rustica scabra* und *Nicotiana rustica brazilia* und sie fanden, dass, während für *scabra* die mittlere Höhe 53,84 inches war und für *brazilia* 30,53 inches, die F_1-Generation als Mittelmass 65,18 inches erreichte, also eine grosse Steigerung über das Mittelmass der beiden P-Biotypen. Auch dieses Resultat stimmt ganz zu unsern Voraussetzungen, denn hier entstanden stark heterozygotische Pflanzen, die also kräftiger waren als die ursprünglichen Homozygoten.

Jetzt bleibt noch übrig zu überlegen ob Darwin's Versuche über Kreuz- und Selbstbestäubung auch zu erklären sind mit Hilfe der Voraussetzungen, welche wir bis jetzt gemacht haben.

Wie bekannt ist, meinte Darwin, wenigstens in seinen ersten Arbeiten, dass kein organisches Wesen sich eine unbegrenzte Zahl von Generationen hindurch durch Selbstbefruchtung zu erhalten vermag, sondern dass gelegentlich eine Kreuzung mit getrennten Individuen unerlässliche Bedingung für dauernde Forterhaltung der Art sei (Gesetz von Knight-Darwin).

Später ist er bei seinen ausführlichen Kreuzungsexperimenten bei selbstbestäubenden Planzen und seinen Selbstbestäubungsversuchen bei Pflanzen, welche gewöhnlich kreuzbestäubt wurden, davon einigermassen zurückgekommen. Er fand, dass bei Pflanzen, die sich gewöhnlich durch Selbstbestäubung vermehren, wie *Pisum sativum*, *Lathyrus odoratus*, *Canna Warssewiczi*, *Primula sinensis*, *Nicotiana Tabacum*, *Apium Petroselinum*, *Passiflora*

gracilis, Ononis minutissima, Adonis aestivalis, Hibiscus africanus, Vandellia nummularifolia, bei Kreuzbestäubung keine kräftigeren Pflanzen entstanden. Dieses stimmt gut zu den Resultaten der Kreuzbestäubung von East und Hayes mit wenig verschiedenen Tabaksbiotypen.

Weiter fand er, dass bei Pflanzen, die sich gewöhnlich durch Kreuzbestäubung fortpflanzen, wie *Ipomoea purpurea, Mimulus luteus, Digitalis purpurea, Iberis umbellata, Dianthus Caryophyllus, Petunia violacea, Viola tricolor, Cyclamen persicum, Anagallis collina, Lobelia ramosa* u. A. Selbstbestäubung nachteilig war.

Bei diesen Pflanzen geschieht die Bestäubung durch Insekten und ist also eine grosse Wahrscheinlichkeit, dass abgesehen von möglicher Selbstbestäubung, viele Stockbestäubungen stattfinden und nur von Zeit zu Zeit wirkliche Kreuzbestäubung. Die Population wird also bestehen aus einer grossen Anzahl Homozygoten, doch werden auch einige Heterozygoten dabei sein.

Wenn es zutrifft, dass die Heterozygoten im allgemeinen kräftiger sind als die Homozygoten und dass die am meisten heterozygotischen Pflanzen am kräftigsten sind, dann ist zu erwarten, dass durch die Selektion die meist heterozygotischen Pflanzen gewiss vertreten sein werden gemischt mit einzelnen etwas weniger kräftigen Hetero- und Homozygoten.

Findet hier nun Selbstbestäubung statt, dann entstehen mehrere Homozygoten von verschiedenen Linien und da diese im Durchschnitt weniger kräftig sind als die kräftigen Hetero- und Homozygoten, woraus die ursprüngliche Population bestand, braucht es uns nicht zu wundern, dass die Resultate der künstlichen Selbstbestäubung nicht so gut sind als die der Kreuzbestäubung.

Es ergiebt sich also, dass die gemachte Hypothese vollständig genügt zur Erklärung aller Versuche. Sie lautet:

Homozygoten sind nicht alle gleich kräftig,

es giebt mehr oder weniger kräftige, Heterozygoten sind gleichfalls nicht alle gleich kräftig, doch im allgemeinen sind sie kräftiger als die Homozygoten. Die am meisten heterozygotischen Pflanzen sind am kräftigsten.

Grundsätze der Blütenbiologie. Jetzt werden wir noch versuchen die Frage zu beantworten, ob die Grundsätze der Blütenbiologie noch immer als richtig an zu nehmen sind.

Sie sind wesentlich die folgende:

1. Aus der Tatsache, dass Kreuzbestäubung kräftigere Pflanzen liefert als Selbstbestäubung, folgt die Schädlichkeit der Selbstbestäubung.

2. Der Bau der meisten Blüten ist so, dass Selbstbestäubung verhindert wird, während Wind und Insekten für Kreuzbestäubung sorgen.

Bei 1. ist zu bemerken, dass es, wie wir sahen, für sehr viele Pflanzen nicht gilt, dass Kreuzbestäubung kräftigere Pflanzen liefert als Selbstbestäubung. Abgesehen davon ist dies für andere Pflanzen wohl bewiesen, aber daraus folgt noch nicht die Schädlichkeit der Selbstbestäubung, aber wohl die vorteilhafte Wirking der Kreuzung bei jenen Pflanzen.

Dass Selbstbestäubung an und für sich nicht schädlich ist, ergibt sich

1°. aus der Tatsache, dass es so viele Pflanzen giebt, welche sich stets durch Selbstbestäubung fortpflanzen.

2°. aus der Tatsache, dass auch bei Bestäubung durch Pollen von anderen Blüten, so manchmal Stockbestäubung stattfindet, welche letztere im Erfolg übereinstimmt mit Selbstbestäubung.

3°. daraus, dass die Pflanzen, welche entstehen, wenn Kreuzbestäuber selbstbefruchtet werden und die Selbstbestäubung in verschiedenen Generationen durchgeführt wird, nicht sehr nennenswert an Kraft zurückgehen (man

vergleiche die Tabelle für *Ipomoea purpurea* in Darwin's Arbeit: The effects of cross- and self-fertilisation in the vegetable kingdom. Sec. edit. Chapter II p. 52.).

Statt I. müsste man also sagen:

Bei Pflanzen, welche in der Natur sich durch Selbstbestäubung vermehren, wirkt Kreuzung nicht oder wenig vorteilhaft; bei Pflanzen, bei welche in der Natur ziemlich regelmässig auch Kreuzbestäubung vorkommt, wirkt reine Selbstbestäubung schädlich.

Wie es kommt, dass diese 2 sich scheinbar wiedersprechenden Tatsachen, als auf einer Grundlage beruhend, zu erklären sind, ist oben erwogen.

Bei *2.* ist zu bemerken, dass man es in der Blütenbiologie meistens so darstellt, als ob die Blüten sich in ihrer Einrichting allmählich an Kreuzbestäubung angepasst haben, weil diese vorteilhafter war als Selbstbestäubung.

So erklärt man durch jene Anpassung die wunderschönen Einrichtungen, welche bei Windblüten, und speziell bei Insektenblüten da sind, um zu sorgen, dass der Pollen durch den Wind oder durch die Insekten übertragen wird auf andere Blüten.

Wohl ist es eine Tatsache, dass Blüten, welche durch Diklinie, Dichogamie oder Herkogamie nicht zur Selbstbestäubung gebaut sind, den Wind oder die Insekten brauchen um Bestäubung aus anderen Blüten zu bewirken, und dass also die genannten kunstvollen Einrichtungen für jene Pflanzen eine grosse Bedeutung haben.

Eine andere Frage ist es aber, ob, wie die Blütenbiologie uns lehrt, die Diklinie, die Dichogamie und die Herkogamie durch Anpassung erworbene Charaktere sind oder ob sie auf eine andere Weise entstanden sind.

W. Burck meint in seiner Abhandlung: Darwin's Kreuzungsgesetz und die Grundlagen der Blütenbiologie (Rec. des Trav. Bot. Néerl. 4. 1908,

p. 17—118) bewiesen zu haben, dass sie nicht als nützliche Anpassungen betrachtet werden müssen. Doch wo sie einmal da sind, ist Bestäubung durch andere Blüten notwendig, und haben die Blüten sich daran angepasst dadurch, dass sie entweder Einrichtungen bekommen haben, welche Bestäubung durch den Wind ermöglichen oder Einrichtungen, wodurch Insektenbestäubung möglich wird.

Die Blütenbiologie sollte also auf folgenden Grundlagen ruhen:

1. Sowohl Selbst- als Kreuzbestäubung können kräftige Pflanzen liefern.

2. Blüten, welche so eingerichtet sind, dass Selbstbestäubung stattfinden kann, sind darauf angewiesen.

3. Blüten, wobei durch Diklinie, Dichogamie oder Herkogamie keine Selbstbestäubung stattfinden kann, sind gebaut für Bestäubung durch andere Blüten. Sie sind entweder gebaut für Bestäubung durch den Wind oder für Bestäubung durch Insekten.

ANHANG.

Mein Kollege, Herr H. B. Bone, ist so freundlich gewesen, meine mathematische Ableitung, in Betreff der Anzahl Homo- und Heterozygoten, wenn die Population aus Pflanzen, deren Blüten nur oder fast nur befruchtet werden durch Pollen aus anderen Blüten, besteht, zu kontrollieren. Er ist zu einer anderen mathematischen Ableitung gelangt, welche, obwohl sie für die meisten Biologen wohl nicht so einfach sein wird wie die meinige, doch tatsächlich auf einfachere Weise nicht nur zu meinen Resultaten führt, sondern auch für mehr als 2 Genenpaare die Ableitung der Anzahl Homozygoten auf bequeme Weise möglich macht.

Ich möchte seine Ableitung darum gerne als Anhang meiner Arbeit hinzufügen.

I. Behandlung des Problems unter der Voraussetzung, dass es für eine bestimmte Pflanze im gleichen Maasse warscheinlich ist, dass die Kreuzbestäubung sowohl durch eine Pflanze der einen als durch eine der anderen Konstitution stattfindet.

Fall 1. Die Pflanzen sind nur in einem Genenpaare verschieden.

Sie sind also AA, Aa und aa.

Die F_n-Generation besteht aus unendlich vielen Individuen; die Anzahlen der AA, Aa und aa mögen sich verhalten wie $p_n : q_n : r_n$, wo $p_n + q_n + r_n = 1$ angenommen wird, m. a. w. die Wahrscheinlichkeit, wenn die Wahl dem Zufall überlassen ist, für das Wählen einer AA aus der Population in diesem Stadium ist p_n, die für eine Aa q_n, die für eine aa r_n.

Welche werden die Wahrscheinlichkeiten p_{n+1}, q_{n+1}, r_{n+1} für eine Pflanze von jeder der 3 Sorten in der folgenden Generation F_{n+1} sein?

Eine AA entsteht: aus AA durch Stockbestäubung.

$$\text{Wahrscheinlichkeit} = p_n \times \frac{x}{x+y} \times 1.$$

Eine AA entsteht: aus AA durch Kreuzbestäubung.

$$\text{Wahrscheinlichkeit} = p_n \times \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2}.$$

Eine AA entsteht: aus Aa durch Stockbestäubung.

$$\text{Wahrscheinlichkeit} = q_n \times \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{4}.$$

Eine AA entsteht: aus Aa durch Kreuzbestäubung.

$$\text{Wahrscheinlichkeit} = q_n \times \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{4}.$$

also Wahrscheinlichkeit für das Entstehen einer AA

$$p_{n+1} = p_n \times \frac{2x+y}{2(x+y)} + \tfrac{1}{4} q_n \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (1)$$

Auf ähnliche Weise findet man

$$q_{n+1} = p_n \times \frac{y}{2(x+y)} + \tfrac{1}{2}q_n + r_n \times \frac{y}{2(x+y)} \quad . \quad (2)$$

$$\text{und } r_{n+1} = \tfrac{1}{4}q_n + r_n \times \frac{2x+y}{2(x+y)} \quad . \quad . \quad . \quad (3)$$

Um die Limiten von p_n, q_n und r_n für unendlich grosses n zu finden, welche Limiten wir bez. p, q und r nennen, stellen wir die Bedingungen dafür auf, dass die Zusammensetzung der Population sich nicht mehr ändert und nehmen also in (1), (2), (3) : $p_{n+1} = p_n = p$, $q_{n+1} = q_n = q$, $r_{n+1} = r_n = r$ wodurch wir bekommen

$$\left.\begin{array}{ll} \text{aus (1) } \dfrac{y}{2(x+y)} \times p = \tfrac{1}{4}q, \text{ also } p : q = (x+y) : 2y & (4) \\ \text{aus (3) } \dfrac{y}{2(x+y)} \times r = \tfrac{1}{4}q, \text{ also } q : r = 2y : (x+y) & (5) \\ \text{aus (2) } \tfrac{1}{2}q = \dfrac{y}{2(x+y)} \times (p+r), \text{also } (p+r) : q = (x+y) : y & (6) \end{array}\right\}$$

(4), (5) und (6) stimmen gehörig mit einander überein und geben:

$$p : q : r = (x+y) : 2y : (x+y)$$

also, weil $p + q + r = 1$

$$p = \frac{x+y}{2(x+2y)} = r \quad . \quad . \quad (7) \text{ und } q = \frac{y}{x+2y} \quad . \quad (8)$$

Resultat: Welches auch der Anfangszustand war, stets nähern sich die Homozygotenarten immer mehr der Gleichheit in Anzahl (oder genauer: die Wahrscheinlichkeit ist für beide Sorten schliesslich dieselbe) und zwar wird die ganze Anzahl der Homozygoten zum Schluss $p + r = \frac{x+y}{x+2y} \times$ die ganze Anzahl Pflanzen, die der Heterozygoten $\frac{y}{x+2y} \times$ die ganze Anzahl.

Fall 2. Die Pflanzen sind höchstens in m Genenpaaren verschieden.

Es giebt also 3^m Sorten: AABB . . . LL, AABB . . . Ll, ... aabb . . . . ll.

Wir nennen r-Heterozygote eine Pflanze, welche heterozygotisch ist in r Genenpaaren, während sie homozygotisch ist für die andere; z.B. ist AABbCCddEe eine Diheterozygote.

Es wird klar sein, dass die Anzahl verschiedener r-Heterozygotensorten ist $\binom{m}{r} 2^{m-r}$, wenn, wie gewöhnlich $\binom{m}{r}$ die Anzahl Kombinationen von je r aus m Elementen vorstellt, also gleich ist $\frac{m!}{r!\,(m-r)!}$ [z.B. für $m = 3$ giebt es $\binom{3}{2} . 2^1 = 6$ Diheterozygoten, nämlich AABbCc, aaBbCc, AaBBCc, AabbCc, AaBbCC und AaBbcc].

Wir setzen jetzt voraus, dass in F_n die Vertreter von allen Sorten r-Heterozygoten ganz gleiche Wahrscheinlichkeit haben. Später werden wir zeigen, dass diese Voraussetzung für unsre Resultate in Betreff der ganzen Anzahl r-Heterozygoten nicht wesentlich ist.

Die Wahrscheinlichkeit in F_n um ein Individuum einer bestimmten r-Heterozygote zu bekommen, bezeichnen wir mit $p_n^{(r)}$, sodass die Wahrscheinlichkeit für eine r-Heterozygote (gleichgültig von welcher Sorte) beträgt

$$\binom{m}{r} \times 2^{m-r} \times p_n^{(r)}.$$

Wir haben dann natürlich die Beziehung

$$\sum_{r=0}^{m} \binom{m}{r} \times 2^{m-r} \times p_n^{(r)} = 1 \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (9)$$

Diese Relation können wir symbolisch schreiben

$$(2p_n + q_n)^m = 1 \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (10)$$

wenn wir verabreden, nach der Entwicklung der m^{ten} Potenz links

$$p_n^{m-r}\, q_n^r \text{ zu ersetzen durch } p_n^{(r)} \quad . \quad . \quad (11)$$

Die hier eingeführte Symbolik ist für die Fortsetzung von grossem Belang.

Fragen wir jetzt nach $p_{n+1}^{(r)}$.

Damit, wenn Stockbestäubung einer bestimmten Pflanze einmal feststeht, dadurch eine Pflanze einer bestimmten Sorte entstehe, muss aus dem ersten Genenpaare der Pflanze das gewünschte erste Genenpaar, aus dem zweiten Genenpaare das gewünschte zweite u. s. w. entstehen; die Erfüllungen dieser m Bedingungen sind von einander ganz unabhängig, also:

Die Wahrscheinlichkeit, dass aus einer bestimmten Pflanze durch Stockbestäubung eine Pflanze der gewünschten Sorte entstehe, ist gleich dem Produkt der Wahrscheinlichkeiten für die richtige Abänderung der einzelnen Genenpaare; diese Wahrscheinlichkeiten sind dieselben, wie in Fall 1, da wir sobald wir nur auf ein Genenpaar acht geben, zu diesem Falle zurückkehren.

Dasselbe gilt natürlich auch, wenn Kreuzbestäubung einer bestimmten Pflanze feststeht. In so weit ist Fall 1 fundamental. Die Recursionsformeln (1), (2) und (3) für diesen Fall können wir, acht gebend auf unsere Voraussetzung $p_n = r_n$ (welche wir für Fall 1 schon bewiesen haben für n unendlich gross) und wenn wir die Beiträge aus Stock- und Kreuzbestäubung trennen, also schreiben:

$$p_{n+1} = \frac{x}{x+y}\left(p_n + \tfrac{1}{4}q_n\right) + \frac{y}{x+y}\left(\tfrac{1}{2}p_n + \tfrac{1}{4}q_n\right) =$$

$$= \frac{x}{x+y}\left(p_n + \tfrac{1}{4}q_n\right) + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{4} \quad . \quad . \quad (12)$$

$$q_{n+1} = \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{2} q_n + \frac{y}{x+y} (p_n + \tfrac{1}{2} q_n) =$$

$$= \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{2} q_n + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2} \quad . \quad . \quad (13)$$

1. Stockbestäubung.

Eine bestimmte r-Heterozygotensorte entsteht in F_{n+1} durch Stockbestäubung aus einer mindestens r-Heterozygote; die r gemischten Genenpaare der gefragten r-Heterozygoten müssen n.l. aus gemischten Genenpaaren hervorgehen, die übrigen $(m-r)$ Genenpaare können es. Die letzteren können aber auch aus denselben uniformen Genenpaaren entstehen.

Nehmen wir an, es entstehen s uniforme Genenpaare aus gemischten Paaren, so dass unsere r-Heterozygote entsteht aus einer $(r+s)$-Heterozygote in F_n. Die Wahrscheinlichkeit für eine solche $(r+s)$-Heterozygote, deren r bestimmte gemischte Paare und die Sorte der uniformen Paaren vorgeschrieben sind, ist in F_n offenbar

$$\binom{m-r}{s} p_n^{(r+s)}$$

Die Wahrscheinlichkeit, dass die uniformen Paare unverändert bleiben, ist für alle $= 1$, die, dass die s gemischten Paare abgeändert werden in die gewünschsten uniforme für alle $= \frac{1}{4}$, die, dass die r gemischten Paare unverändert bleiben, ist für alle $= \frac{1}{2}$, also das Produkt der Wahrscheinlichkeiten

$$\binom{m-r}{s} p_n^{(r+s)} . \left(\tfrac{1}{4}\right)^s . \left(\tfrac{1}{2}\right)^r .$$

also die ganze Wahrscheinlichkeit, dass eine bestimmte r-Heterozygote in F_{n+1} durch Stockbestäubung aus F_n entstehe, ist

$$\frac{x}{x+y} \sum_{s=0}^{m-r} \binom{m-r}{s} p_n^{(r+s)} . \left(\tfrac{1}{4}\right)^s . \left(\tfrac{1}{2}\right)^r \quad . \quad . \quad (14)$$

Führen wir in diesen Ausdruck die in (11) angedeutete Symbolik ein, so wird er

$$\frac{x}{x+y} \sum_{s=o}^{m-r} \binom{m-r}{s} . p_n^{m-r-s} . q_n^{r+s} . (\tfrac{1}{4})^s . (\tfrac{1}{2})^r =$$

$$= \frac{x}{x+y} (\tfrac{1}{2}q_n)^r \sum_{s=o}^{m-r} \binom{m-r}{s} p_n^{m-r-s} . (\tfrac{1}{4}q_n)^s =$$

$$= \frac{x}{x+y} (p_n + \tfrac{1}{4}q_n)^{m-r} \times (\tfrac{1}{2}q_n)^r \quad . \quad . \quad . \quad (15)$$

2. Kreuzbestäubung.

Eine bestimmte r-Heterozygote M entsteht durch Kreuzbestäubung aus einer Pflanze L, in welcher die gemischten Paare von M je ersetzt sind durch ein willkürliches der 3 möglichen Paare und die uniformen Paare von M je durch dasselbe uniforme Paar oder durch ein gemischtes Paar.

Nehmen wir an:

von den r gemischten Paaren in M entstehen s aus gemischten Paaren und von den m-r uniformen Paaren in M entstehen t aus gemischten Paaren, so dass unsre r-Heterozygote M entsteht aus einer $(s+t)$-Heterozygote L. Die Anzahl der $(s+t)$-Heterozygotensorten, wie hier gemeint, woraus M entstehen kann, ist offenbar

$$\binom{m-r}{t} \binom{r}{s} . 2^{r-s},$$

die Wahrscheinlichkeit in F_n für ein Individuum der gemeinten Sorte, welches M erzeugen kann, ist also

$$\binom{m-r}{t} \binom{r}{s} . 2^{r-s} . p_n^{(s+t)}$$

Die Wahrscheinlichkeit, dass jedes der s gemischten Paare von L in das richtige umgesetzt wird, ist $\frac{1}{2}$.

Die Wahrscheinlichkeit, dass jedes der $(r-s)$ uniformen Paare von L in das richtige umgesetzt wird, ist $\frac{1}{2}$.

Die Wahrscheinlichkeit, dass jedes der t gemischten Paare von L in das richtige umgesetzt wird, ist $\frac{1}{4}$.

Die Wahrscheinlichkeit, dass jedes der $(m - r - t)$ uniformen Paare von L in das richtige umgesetzt wird, ist $\frac{1}{2}$.

also das Produkt der Wahrscheinlichkeiten ist $(\frac{1}{2})^r.(\frac{1}{4})^t.(\frac{1}{2})^{m-r-t}$, also die ganze Wahrscheinlichkeit der Kreuzbestäubung

$$\frac{y}{x+y}\sum_{s=o}^{r}\sum_{t=o}^{m-r}\binom{m-r}{t}\binom{r}{s}.2^{r-s}.p_n^{(s+t)}.(\tfrac{1}{2})^{m-t}.(\tfrac{1}{4})^t. \quad (16)$$

Führen wir hier wieder die mehrgenannte Symbolik ein, so entsteht aus (16)

$$\frac{y}{x+y}\sum_{s=o}^{r}\sum_{t=o}^{m-r}\binom{m-r}{t}\binom{r}{s}.2^{r-s}.2^{t-m}.p_n^{m-s-t}.q_n^{s+t}(\tfrac{1}{4})^t =$$

$$= \frac{y}{x+y}\sum_{s=o}^{r}\binom{r}{s}p_n^{r-s}(\tfrac{1}{2}q_n)^s \times \sum_{t=o}^{m-r}\binom{m-r}{t}(\tfrac{1}{2}p_n)^{m-r-t}.(\tfrac{1}{4}q_n)^t =$$

$$= \frac{y}{x+y}(p_n + \tfrac{1}{2}q_n)^r \times (\tfrac{1}{2}p_n + \tfrac{1}{4}q_n)^{m-r} =$$

$$= \frac{y}{x+y}.(\tfrac{1}{4})^{m-r}.(\tfrac{1}{2})^r.(2p_n + q_n)^m$$

oder gemäss der Identität (10)

$$\frac{y}{x+y} \times (\tfrac{1}{4})^{m-r} \times (\tfrac{1}{2})^r \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (17)$$

Die ganze Wahrscheinlichkeit für eine bestimmte r-Heterozygote in F_{n+1} ist aus (15) und (17)

$$p_{n+1}^{(r)} = \frac{x}{x+y}(p_n + \tfrac{1}{4}q_n)^{m-r}.(\tfrac{1}{2}q_n)^r + \frac{y}{x+y}.(\tfrac{1}{4})^{m-r}.(\tfrac{1}{2})^r \quad (18)$$

Vergleichen wir dieses Resultat mit (12) und (13) und führen für $p_{n+1}^{(r)}$ auch die symbolische Bezeichnungsweise $p_{n+1}^{m-r} q_{n+1}^{r}$ ein, so ergibt sich, dass wir alle Gleichungen für die Wahrscheinlichkeiten in unserm allgemeinen Falle 2 symbolisch vorstellen können durch die Gleichungen (12) und (13) von Fall 1, in dem Sinne, dass man die Wahrscheinlichkeit in F_{n+1}, um eine bestimmte

r-Heterozygote zu bekommen, erhält, wenn man jede der Brüche $\frac{x}{x+y}$ und $\frac{y}{x+y}$ multiplicirt mit dem Produkt aus der $(m-r)^{\text{ten}}$ Potenz des bezüglichen Faktors in (12) und der r^{ten} Potenz des bezüglichen Faktors in (13) und dann die Produkte addiert; die Glieder m^{ten} Grades in p_n und q_n müssen dann wieder als Symbole aufgefasst werden.

Folgende Beispiele mögen die Methode verdeutlichen.

Beispiel 1. Die Pflanzen sind in höchstens 2 Genenpaaren verschieden.

Aus (12) und (13) folgen die symbolischen Gleichungen

$$p_{n+1}^2 = \frac{x}{x+y}(p_n + \tfrac{1}{4}q_n)^2 + \frac{y}{x+y} \times (\tfrac{1}{4})^2$$

$$p_{n+1}\, q_{n+1} = \frac{x}{x+y}(p_n + \tfrac{1}{4}q_n) \cdot \tfrac{1}{2}q_n + \frac{y}{x+y} \cdot \tfrac{1}{4} \cdot \tfrac{1}{2}$$

$$q_{n+1}^2 = \frac{x}{x+y} \cdot (\tfrac{1}{2}q_n)^2 + \frac{y}{x+y} \cdot (\tfrac{1}{2})^2$$

oder explizit

$$\left.\begin{aligned}
p_{n+1}^{(o)} &= \frac{x}{x+y}\left(p_n^{(o)} + \tfrac{1}{2}p_n' + \tfrac{1}{16}p_n''\right) + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{16} && (19)\\
p_{n+1}' &= \frac{x}{x+y}\left(\tfrac{1}{2}p_n' + \tfrac{1}{8}p_n''\right) + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{8} \quad . \quad . \quad . && (20)\\
p_{n+1}'' &= \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{4}p_n'' + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{4} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . && (21)
\end{aligned}\right\}$$

Zur Bestimmung der Limiten setzen wir

$$p_{n+1}^{(o)} = p_n^{(o)} = p,\ p_{n+1}' = p_n' = q,\ p_{n+1}'' = p_n'' = r$$

und finden so aus (21)

$$\frac{3x+4y}{4(x+y)} \cdot r = \frac{y}{4(x+y)} \text{ also } r = \frac{y}{3x+4y} \quad . \quad . \quad (22)$$

Aus (20)

$$\frac{x+2y}{2(x+y)} \cdot q = \frac{xr+y}{8(x+y)} \text{ also, mittelst (22)}$$

$$q = \frac{y(x+y)}{(x+2y)(3x+4y)} \quad . \quad (23)$$

Aus (19)

$$\frac{y}{x+y} \cdot p = \frac{8x \cdot q + xr + y}{16(x+y)}$$ also, mittelst (22) und (23)

$$p = \frac{(x+y)(3x+2y)}{4(x+2y)(3x+4y)} \quad . \quad . \quad . \quad (24)$$

Man verifiziert leicht die aus der symbolischen $(2p_n + q_n)^2 = 1$ folgende explizite Identität $4p + 4q + r = 1$ . . . (25)

Die Wahrscheinlichkeit für eine Homozygote beliebiger Sorte ist

$$4p = \frac{(x+y)(3x+2y)}{(x+2y)(3x+4y)},$$

die für eine Monoheterozygote beliebiger Sorte $4q = \frac{4y(x+y)}{(x+2y)(3x+4y)}$, die für eine Diheterozygote (nur eine Sorte) $r = \frac{y}{3x+4y}$.

Beispiel 2. Die Pflanzen sind in höchstens 3 Genenpaaren verschieden. Die symbolischen Gleichungen sind

$$\left.\begin{aligned}
p_{n+1}^3 &= \frac{x}{x+y}(p_n + \tfrac{1}{4}q_n)^3 + \frac{y}{x+y} \times (\tfrac{1}{4})^3 \\
p_{n+1}^2 q_{n+1} &= \frac{x}{x+y}(p_n + \tfrac{1}{4}q_n)^2 \times \tfrac{1}{2}q_n + \frac{y}{x+y} \times (\tfrac{1}{4})^2 \times \tfrac{1}{2} \\
p_{n+1} q_{n+1}^2 &= \frac{x}{x+y}(p_n + \tfrac{1}{4}q_n) \times (\tfrac{1}{2}q_n)^2 + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{4} \times (\tfrac{1}{2})^2 \\
q_{n+1}^3 &= \frac{x}{x+y} \times (\tfrac{1}{2}q_n)^3 + \frac{y}{x+y} \times (\tfrac{1}{2})^3
\end{aligned}\right\}$$

oder explizit

$$\left.\begin{aligned}
p_{n+1}^{(o)} &= \frac{x}{x+y}\left(p_n^{(o)} + \tfrac{3}{4}p_n' + \tfrac{3}{16}p_n'' + \tfrac{1}{64}p_n'''\right) + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{64} && (26) \\
p_{n+1}' &= \frac{x}{x+y}\left(\tfrac{1}{2}p_n' + \tfrac{1}{4}p_n'' + \tfrac{1}{32}p_n'''\right) + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{32} \quad . \quad . && (27) \\
p_{n+1}'' &= \frac{x}{x+y}\left(\tfrac{1}{4}p_n'' + \tfrac{1}{16}p_n'''\right) + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{16} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . && (28) \\
p_{n+1}''' &= \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{8}p_n''' + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{8} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . && (29)
\end{aligned}\right\}$$

Zur Bestimmung der Limiten setzen wir

$$p_{n+1}^{(o)} = p_n^{(o)} = p,\ p'_{n+1} = p'_n = q,\ p''_{n+1} = p''_n = r,$$
$$p'''_{n+1} = p'''_n = s.$$

Aus (29)

$$\frac{7x+8y}{8(x+y)} \cdot s = \frac{y}{8(x+y)}$$

$$xs + y = \frac{8y(x+y)}{7x+8y} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (30)$$

$$\text{also } s = \frac{y}{7x+8y} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (31)$$

Aus (28)

$$\frac{3x+4y}{4(x+y)} \cdot r = \frac{xs+y}{16(x+y)} = \text{sehe } (30) = \frac{y}{2(7x+8y)},$$

$$\text{also } r = \frac{2y(x+y)}{(3x+4y)(7x+8y)} \quad . \quad (32)$$

Aus der ersten Hälfte der vorigen Zeile

$$xs + y = 4(3x+4y)r \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (33)$$

Aus (27)

$$\frac{x+2y}{2(x+y)} \cdot q = \frac{8xr + xs + y}{32(x+y)}, \text{ also mittelst } (33) = \frac{(5x+4y)r}{8(x+y)}$$

$$\text{also mittels } (32)\ q = \frac{y(x+y)(5x+4y)}{2(x+2y)(3x+4y)(7x+8y)} \quad . \quad (34)$$

Aus (26) finden wir mittelst (31), (32) und (33)

$$p = \frac{(x+y)(21x^2+28xy+8y^2)}{8(x+2y)(3x+4y)(7x+8y)} \quad . \quad . \quad . \quad (35)$$

Man verifiziert leicht die aus $(2p_n + q_n)^3 = 1$ folgende Identität

$$8p + 12q + 6r + s = 1.$$

Die Wahrscheinlichkeit für eine Homozygote beliebiger Sorte ist

$$8p = \frac{(x+y)(21x^2+28xy+8y^2)}{(x+2y)(3x+4y)(7x+8y)}$$

ebenso findet man aus (34), (32) und (31) die Wahrschein-

lichkeiten für Mono-, Di- und Tri-Heterozygoten beliebiger Sorten n.l. bez. $12q$, $6r$, s.

Nachdem wir im Vorhergehenden die Symbolik kennen gelernt haben, welche uns gestattet, unter der Voraussetzung gleicher Wahrscheinlichkeit aller Sorten von r-Heterozygoten für gegebene r, wenigstens die linearen Gleichungen unmittelbar nieder zu schreiben, von deren Lösung das ganze Problem abhängt, ist es nunmehr ein Leichtes den noch ausstehenden Beweis zu erbringen für die Unwesentlichkeit jener Voraussetzung.

Um die der Gleichung (18) analoge Gleichung zu erhalten ohne genannte Voraussetzung zu gebrauchen, müssen wir offenbar erstens statt von (12) und (13) ausgehen von (1), (2) und (3), geschrieben in den Formen

$$p_{n+1} = \frac{x}{x+y}(p_n + \tfrac{1}{4}q_n) + \frac{y}{x+y}(\tfrac{1}{2}p_n + \tfrac{1}{4}q_n) \quad . \quad . \quad . \quad (36)$$

$$q_{n+1} = \frac{x}{x+y} \cdot \tfrac{1}{2}q_n + \frac{y}{x+y} \cdot \tfrac{1}{2}(p_n + q_n + r_n) \quad . \quad . \quad (37)$$

$$r_{n+1} = \frac{x}{x+y}(r_n + \tfrac{1}{4}q_n) + \frac{y}{x+y}(\tfrac{1}{2}r_n + \tfrac{1}{4}q_n) \quad . \quad . \quad . \quad (38)$$

und zweitens das kommutative Gesetz der Multiplikation nicht gelten lassen, also z.B. $p_n r_n q_n$ als etwas von $p_n q_n r_n$ Verschiedenes ansehen; das erste Symbol bezeichnet im Resultat die Wahrscheinlichkeit einer AAbbCc, das zweite die einer AABbcc.

Im Uebrigen müssen wir zur Bildung der Recursionsformeln ganz wie vorher zu Werke gehen.

Wir wollen jetzt unter $p_n^{(r)}$ die mittlere Wahrscheinlichkeit für eine r-Heterozygote bestimmter Art in F_n verstehen, also der Quotient der Wahrscheinlichkeit für eine r-Heterozygote beliebiger Art dividiert durch die Anzahl $\binom{m}{r} \cdot 2^{m-r}$ der Arten.

Denken wir uns nun in bekannter Weise aus (36), (37),

(38) die Formeln für die Wahrscheinlichkeit jeder der r-Heterozygotenarten für sich aufgestellt und addieren alle erhaltenen Gleichungen, dann entsteht, wie man leicht ersieht

$$\binom{m}{r} \cdot 2^{m-r} \cdot p_{n+1}^{(r)} = \frac{x}{x+y} \Sigma (p_n + r_n + \tfrac{1}{2} q_n)^{m-r} (\tfrac{1}{2} q_n)^r +$$

$$+ \frac{y}{x+y} \binom{m}{r} (\tfrac{1}{2})^m \cdot (p_n + q_n + r_n)^m \quad . \quad (39)$$

indem wir allgemein unter $\Sigma a^k b^l$ hier die Summe aller Produkte verstehen, die sich aus k Faktoren a und l Faktoren b bilden lassen [z.B. $\Sigma a^3 b^3$ = aabbb + ababb + abbab + abbba + baabb + babab + babba + bbaab + bbaba + bbbaa].

In (39) ist aber $(p_n + q_n + r_n)^m = 1$ zu setzen und denkt man sich übrigens rechts die Produkte entwickelt, so leuchtet ein, dass die Gleichung so geschrieben werden kann:

$$\binom{m}{r} \cdot 2^{m-r} p_{n+1}^{(r)} = \frac{x}{x+y} \Big[\binom{m}{r} 2^{m-r} \cdot (\tfrac{1}{2})^r \cdot p_n^{(r)} +$$

$$+ \binom{m}{r+1} \cdot 2^{m-r-1} \cdot \binom{r+1}{1} \cdot (\tfrac{1}{2})^{r+1} \cdot p_n^{(r+1)} +$$

$$+ \binom{m}{r+2} \cdot 2^{m-r-2} \cdot \binom{r+2}{2} \cdot (\tfrac{1}{2})^{r+2} p_n^{(r+2)} + \ldots \Big] + \frac{y}{x+y} \binom{m}{r} (\tfrac{1}{2})^m,$$

also

$$p_{n+1}^{(r)} = \frac{x}{x+y} \Big[(\tfrac{1}{2})^r p_n^{(r)} + (\tfrac{1}{2})^{r+2} \binom{m-r}{1} p_n^{(r+1)} +$$

$$+ (\tfrac{1}{2})^{r+4} \binom{m-r}{2} p_n^{(r+2)} + \ldots \Big] + \frac{y}{x+y} (\tfrac{1}{2})^{2m-r} =$$

$$= \frac{x}{x+y} \sum_{s=0}^{m-r} \binom{m-r}{s} p_n^{(r+s)} \cdot (\tfrac{1}{1})^s \cdot (\tfrac{1}{2})^r + \frac{y}{x+y} \cdot (\tfrac{1}{1})^{m-r} \cdot (\tfrac{1}{2})^r.$$

Hierin erkennen wir aber die früheren Ausdrücke (14) und (17) wieder.

Unsere Behauptung ist mithin erwiesen.

II. Sehen wir jetzt zu, was es mit der n^{ten} Generation für eine Bewandtniss hat, wenn wir die vermutlich sich der Wirklichkeit mehr annähernde Annahme machen, dass ein bestimmtes Individuum gleiche Wahrscheinlichkeit hat durch jedes der anderen Individuen bestäubt zu werden.

Leider sind wir vorläufig nicht im Stande das Problem hier allgemein zu lösen, wenn die Pflanzen in höchstens n Genenpaaren sich unterscheiden und werden uns daher mit dem Falle $n = 1$ begnügen, uns vorbehaltend auf diesen Punkt später zurückzukommen.

Die Population bestehe wieder aus unendlich vielen Individuen und in F_n sei die Wahrscheinlichkeit des Vorkommens einer AA p_n, einer Aa q_n, einer aa r_n.

Offenbar sind diese Zahlen, bei unsrer neuen Annahme, zugleich die Wahrscheinlichkeiten für Bestäubung durch AA, Aa, aa bez., wenn Kreuzbestäubung einmal feststeht.

Denkt man sich ein willkürliches Individuum herausgegriffen und aus diesem willkürlich eine der zwei Genen gewählt, so ist die Wahrscheinlichkeit, dass diese eine A ist, offenbar $p_n + \frac{1}{2}q_n$, dass sie eine a ist $\frac{1}{2}q_n + r_n$.

Hieraus folgt leicht, dass die Wahrscheinlichkeit des Zusammenkommens in einer neuen, durch Kreuzbestäubung entstehenden Pflanze zweier A ist $(p_n + \frac{1}{2}q_n)^2$, einer A mit einer a: $2(p_n + \frac{1}{2}q_n) \,.\, (r_n + \frac{1}{2}q_n)$ und zweier a: $(r_n + \frac{1}{2}q_n)^2$.

Danach erkent man ohne Weiteres die Gültigkeit folgender Recursionsformeln:

$$p_{n+1} = \frac{x}{x+y}(p_n + \tfrac{1}{4}q_n) + \frac{y}{x+y}(p_n + \tfrac{1}{2}q_n)^2 \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (\text{z})$$

$$q_{n+1} = \frac{x}{x+y} \,.\, \tfrac{1}{2}q_n + \frac{y}{x+y} \,.\, 2(p_n + \tfrac{1}{2}q_n)(r_n + \tfrac{1}{2}q_n) \quad . \quad (\text{ʒ})$$

$$r_{n+1} = \frac{x}{x+y}(r_n + \tfrac{1}{4}q_n) + \frac{y}{x+y}(r_n + \tfrac{1}{2}q_n)^2 \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (\text{y})$$

mithin

$$p_{n+1} + \tfrac{1}{2}q_{n+1} = \frac{x}{x+y}(p_n + \tfrac{1}{2}q_n) +$$

$$+ \frac{y}{x+y}(p_n + \tfrac{1}{2}q_n)(p_n + q_n + r_n) = p_n + \tfrac{1}{2}q_n$$

und folglich $r_{n+1} + \tfrac{1}{2}q_{n+1} = r_n + \tfrac{1}{2}q_n$.

Hieraus erhellt, dass die Wahrscheinlichkeit der Wahl einer A oder einer a, wenn man ein willkürliches Individuum und aus diesem eine beliebige Gene herausgreift, sich von Generation zu Generation nicht ändert.

Nennen wir diese Wahrscheinlichkeiten im Anfangsstadium bez. P, Q, so folgt aus (β), wenn wir wieder zur Grenze übergehen mit $q_{n+1} = q_n = q$:

$$\frac{x+2y}{2(x+y)}\,q = \frac{y}{x+y}\,.\,2\mathrm{PQ} \text{ also}$$

$$q = \frac{4y}{x+2y}\,.\,\mathrm{PQ} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (\delta)$$

Natürlich ist $\mathrm{P} + \mathrm{Q} = 1$.

Die Gleichung (α) ergibt jetzt des Weiteren

$$p = \frac{(x + 2\mathrm{P}\,.\,y)\mathrm{P}}{x+2y} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (\varepsilon)$$

und Gleichung (γ)

$$r = \frac{(x + 2\mathrm{Q}\,.\,y)\mathrm{Q}}{x+2y} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (\zeta)$$

Die Wahrscheinlichkeit einer Heterozygote nähert sich also $\frac{4y}{x+2y}\mathrm{PQ}$, die Wahrscheinlichkeit einer Homozygote der Grösse

$$p + r = \frac{x + 2(\mathrm{P}^2 + \mathrm{Q}^2)y}{x+2y}.$$

Somit haben wir das bemerkenswerte Resultat, dass bei der neuen Annahme der Endzustand nicht unabhängig

vom Anfangszustand ist. Wenn freilich im Anfang $P = Q = \frac{1}{2}$, das heisst, wenn ursprünglich die beiden Homozygotenarten gleiche Wahrscheinlichkeit haben, so ist der Endzustand gleich demjenigen der ersten Hypothese.

Was noch den Fall eines Unterschiedes in mehreren Genenpaaren anbelangt, möge bemerkt werden, dass sich zeigen lässt, dass die Wahrscheinlichkeit der Wahl einer bestimmten Gene, wenn man eine Pflanze und aus dieser eine der beiden betreffenden Genen willkürlich herausgreift, sich auch hier im Laufe der Generationen als constant erweist. Der Nachweis hierfür soll aber um so mehr unterbleiben, weil die Bemerkung zur vollständigen Lösung des allgemeinen Problems ja doch nicht ausreicht.

Beiträge zur Kenntnis der Zingiberaceën

von

C. van ZIJP.

---

1. Eine neue Curcuma-art.

In der Gegend von Malang fand ich eine *Zingiberacee*, (wie sich später herausstellte eine *Curcuma*-art) welche sich mittels des Schlüssels in Koorder's Exkursionsflora von Java (erster Band), Ausgabe 1911 nicht bestimmen liess. Begreiflich ist dieses, weil auch Schumann's *Conspectus generum* für *Hedychieae* [1]) nicht ausreicht. Schumann teilt nämlich diese in zwei Gruppen: A. mit *Antherae basi ecalcaratae* und B. mit *Antherae basi calcaratae* und nimmt *Curcuma* allein in die letzte Gruppe auf, obwohl er in seinem Conspectus Specierum für *Curcuma* auch von *Curcuma*-arten mit *Antherae basi ecalcaratae* spricht.

Diese letzteren werden von Koorders und auch von Petersen, in Engler und Prantl, Pflanzenfamiliën, nicht erwähnt.

Die von mir gefundene *Curcuma* gehört zum *Subgenus Hitcheniopsis* (mit *Antherae basi ecalcaratae*) und ist nicht in Schumann's Monographie aufgenommen. Weitere Literatur steht nicht zu meiner Verfügung.

---

[1]) Schumann, *Zingiberaceae* in Engler, das Pflanzenreich IV 46. S. 39.

Sie wächst im Schatten, wird nicht kultiviert und auch nicht benutzt; Standort in Bambugebüsch. Blütezeit: Januar und Februar.

Der *Habitus* (Tab. II), auch im blühenden Zustande, ist ganz der der mir bekannten javanischen Eucurcuma-arten (*Antherae basi calcaratae*), auch was betrifft das Verwachsen der benachbarten Bracteën. Diese sind ungefähr über die halbe Länge mit einander verwachsen. Die Bracteën sind an der Spitze nicht zurückgebogen.

Schumann sagt für *Hitcheniopsis:* „Bracteae tota „longitudine lateraliter adnatae, apice liberae divaricantes „et recurvatae" und für *Eucurcuma*: „Bracteae basi tantum „axi et bracteis contiguis adnatae, apice haud anguste „recurvatae",

Dieses scheint also nicht immer der Fall zu sein, und ist also für die Differenzierung wertlos.

Die Pflanzen sind charakterisiert durch die dunkelgrünen Blätter, wovon die Oberfläche stark gewellt ist, durch die orangen Blumen, welche stark abstechen gegen das Gelbgrün der Bracteën und durch das Fehlen von lang und stark entwickelten Rhizomästen.

Beschreibung der blühende Pflanze: [1])

Höhe 20—70 cM. Rhizom nicht so entwickelt wie bei anderen mir bekannten javanischen Eucurcuma-arten, besteht nur aus Hauptknollen. (Hauptachse.) Bei jenen sind die Rhizomäste, die aus der Hauptknolle treten, lang, stark entwickelt und zahlreich; bei der neuen Art treten höchstens zwei Rhizomäste aus der Hauptknolle hervor, welche sich direct nach oben umbiegen, um eine sprosstragende Hauptknolle zu bilden. Die alten Hauptknollen und die den Spross tragenden liegen also dicht neben einander und in einer Ebene nl. in derselben wie die Blattstiele.

---

[1]) Für die Bezeichnung der Farben gebrauche ich den „Code des Couleurs von Klincksieck et Valette".

Meistens findet man nur eine alte Hauptknolle, höchstens zwei, wovon die eine viel besser entwickelt ist als die andere. Diese, wenn gut entwickelt, ist spitz-conisch, bis $4^1/_2$—$5^1/_2$ cM. lang, und bis 2—$2^1/_2$ cM. dick (grösster Diameter), innen rahmfarbig (ungefähr wie no. 0246.), beim Durchbrechen stark nach Campher riechend, aromatisch (nicht bitter) schmeckend, vor dem Auswachsen des jungen Sprosses von mehreren *Radices filipendulae* versehen. Die *Tuberae* dieser letzteren sind bis $4^1/_2$ cM. lang, innen weiss, beim Durchbrechen fast ohne Geruch, in der Blütezeit schon verschwunden oder geschrumpft. Nach der Blütezeit bildet die sprosstragende Hauptknolle neue *Tuberae* von länglich ovaler Form.

Blätter zweiseitwendig, 4 oder 5 (niemals 6) Blätter meist oval, bisweilen oblong, am Ende kurz oder lang zugespitzt (an einer Pflanze kommen sowohl kurz wie lang zugespitzte Blätter vor), am Fusze meistens abgerundet, bisweilen keilförmig, lang gestielt. Blattspreite 14—21 cM. breit, und 28—51 cM. lang; bisweilen ist diese beim untersten Blatt kürzer, doch sind solche Blätter als Übergang zu den Niederblättern aufzufassen. Blattrand durchsichtig, ungefärbt. Die stark entwickelten Seitennerven an der Oberseite abwechselnd stark vorgewölbt, die dazwischen liegenden weniger stark. Ältere Blätter oberseits dunkelgrün (grün no. 005.), matt-glänzend ungefähr wie Taffetseide, unterseits schwach silberweiss schimmernd. Die Blätter besitzen an der Oberseite am Rande und auf den stark vorgewölbten Seitennerven feine, sehr kurze, aufrechte Haare, auf der Unterseite sind sie kahl. Blattstiel rinnenförmig, $3^1/_2$—28 cM. lang (bis zur Blattscheide gemessen). Blattscheide an der Aussenseite mit unter der Lupe sichtbaren meistens flach anliegenden Haaren, am Rande kurz gewimpert.

Ligula stärker entwickelt wie bei anderen mir bekannten Eucurcuma-arten, in zwei bis 5 mM. lange Zähne auslaufend,

mit Ausnahme des zuletzt zum Vorschein kommenden Blattes, wobei die Blattscheide von aussen gesehen ohne *Ligula* in den Blattstiel übergeht, und die Blütenachse umfasst. Unter der Lupe gesehen ist die *Ligula* an der Aussenseite stark behaart.

Blütenstand endständig, aus der Mitte der Blätter zum Vorschein kommend, 9 bis 23 cM. lang (ohne Stiel), 5 bis 9 cM. im Durchschnitt, cylindrisch. Blütenachse behaart, meist unsichtbar, über 3 oder 4 cM. sichtbar wenn die Blätter aus einander gewichen sind. Untere Bracteën ungefähr $3^1/_2$ cM. lang, umgekehrt eirund, an der Spitze nicht zurückgebogen, ungefähr über die halbe Länge mit den benachbarten Bracteën verwachsen. Die Bracteën der ± drei oberen Kreise, welche auch wohl Blumen enthalten können, sind bis 5 cM lang, etwas durchscheinend, an der Spitze nicht zurückgebogen, länglich oval, mehr oder weniger zugespitzt. Die Farbe der Bracteën variiert bei verschiedenen Pflanzen. Meist sind die unteren Bracteën, welche an der Innen- und Aussenseite gleich gefärbt sind, gelbgrün (wie no. 286.), nicht nach der Achse zu bleicher werdend, und die oberen Bracteën violetrot (wie no. 578 C, an der Spitze etwas dunkeler, wie no. 596.). Bei einzelnen Pflanzen sind die unteren Bracteën dunkeler (wie no. 281.), (niemals dunkelgrün), oder heller (wie no. 291.), auch wohl chlorophylarmer, sodass man selbst Pflanzen antrifft mit rahmgelben (gemischt mit nur sehr wenig grün, wie no. 253 A.) unteren Bracteën. In diesem Falle können die oberen Bracteën ganz farblos sein. Die unteren Bracteën sind bisweilen an der Spitze etwas violetrot oder grüner gefärbt; die Farbe der oberen Bracteën geht nach der Achse zu in zartes Blass-grün über. Alle Bracteën sind innen und aussen sammtartig behaart.

Blumen ± 4,8 cM. lang, ganz orange, mit Ausnahme der Kelchröhre. Corollappen viel blasser. Kelchröhre weiss behaart, ungefärbt, 11 mM. lang, auf einer Seite

bis zur Hälfte gespalten, in der Mitte etwas aufgeblasen, mit drei ungleich langen an der Spitze abgerundeten Zähnen. Corolle ungefähr drei mal so lang wie die Kelchröhre. Corollröhre unbehaart, erweitert sich circa 4 mM. über dem Ende der Kelchröhre glockenförmig und zerteilt sich in drei Lappen, welche innen unbehaart und schwach blass-orange sind. Der Corollappen gegenüber dem Labellum ist breiter als die anderen, aussen behaart und am Ende mehr oder weniger geschnäbelt. Die zwei Seiten-Corollappen sind unbehaart und am Ende abgerundet. Labellum concav, wenn gepresst circa 1,6 cM. breit und 2 cM. lang (bis zu den Seitenstaminodiën), meistens orange no. 141, in

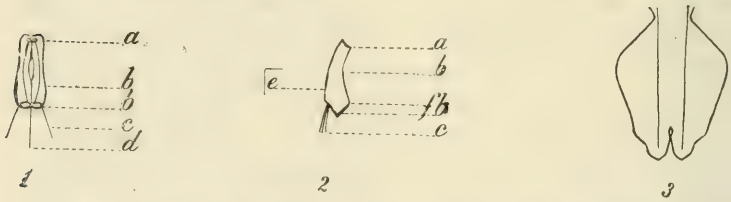


Fig. 1. *Curcuma aurantiaca.* 1 und 2 Seitenansicht. Stamina $1^1/_2$ × nat. Gr. *a.* Narbe, *b.* Thecae, *c.* Staubfaden, *d.* Stempel, *e.* Rückseite. 3. Labellum (in gepresstem Zustande). Ungefähr nat. Gr.

der mitte dunklerer orange, an der Spitze etwas eingeschnitten. Die Seitenstaminodiën eben so stark orange gefärbt wie der seitliche Teil des Labellums, meistens orange no. 141. Bisweilen findet man Pflanzen mit helleren, mehr gelben Blumen. *Thecae* ungefähr 6 mM. lang, schwach orange, an der Spitze etwas dunklerer orange, unten scharf abgeschnitten, also nicht gespornt, an dieser Stelle trifft man auch Pollen an. Pollen weiss. Konnektiv ohne Fortsatz. Fruchtknoten 3 mM. lang, mit ganz schwach bräunlich gefärbten Haaren.

Am meisten stimmt diese Art überein mit *Curcuma petiolata* Roxb. Sie weicht hiervon ab in den folgenden Merkmalen.

C. petiolota.	*C. nov. spec.*
Blätter 4—6, 15—25 cM. lang, an beiden Seiten glatt, 8—14 cM. breit.	Blätter 4—5 (niemals 6.), 28—51 cM. lang, oberseits am Rande und auf den vorgewölbten Seitennerven kurz behaart, 14—21 cM. breit.
Blütenstand bis 14 cM. lang deutlich gestielt.	Blütenstand bis 23 cM. lang, Stiel in den Blattscheiden verborgen.
Bracteën am Rande zurückgebogen.	Bracteën nicht zurückgebogen.
Kelch 8 mM. lang, zugespitzt dreizähnig.	Kelch 11 mM. lang mit drei abgerundeten Zähnen.
Blumenkrone hell gelb.	Blumenkrone orange.
Blumenblätter lanzettförmig zugespitzt.	Hinteres Blumenblatt breiter als die anderen, geschnäbelt, seitliche Blumenblätter abgerundet.
Konnektiv mit kurzem Fortsatz.	Konnektiv ohne Fortsatz.

Da ich diese *Curcuma*-art mit der mir zur Verfügung stehenden Literatur für neu halten muss, so nenne ich sie *Curcuma aurantiaca*. Der einheimische Name ist bei Malang *Kuntji Kerbo*.

Lateinische Diagnose.

Curcuma aurantiaca van Zijp nov. spec.

Herba perennis 20—70 cm. alta. Rhizoma parvum simplex haud ramosum intus pallide flavum odore camphoraceo radicibus pluribus filipendulis instructum, tubera sessilia o. Folia 4—5, $3^1/_2$—28 cm. longe petiolate 28—51 cm. longa, 14—21 cm. lata supra margine et nervis minute pilosa subtus glabra undata acuminata basi rotundata vel cuneata ovalia interdum oblonga; petiolus canaliculatus; vagina extra sublente minute pilosa margine ciliata; ligula dentibus binis 5 mm. longis munita extra

sub lente minute pilosa. Spica terminalis 9—23 cm. longa 5—9 cm. diametro cylindrica; rhachis vaginis superioribus occulta minute pilosa; bracteae inferiores $3^1/_2$ cm. longae subovatae apice haud recurvatae media longitudine lateraliter adnatae luteo-viridulae apice interdum obscurius virides vel violaceae, superiores 5 cm. longae oblonge-lanceolatae acuminatae haud recurvatae violaceae basi pallescentes viridulae; flores 4,8 cm. longae; calyx 11 m.m. longus albidus pilosus unilateraliter fissus inflatus irregulariter tridentatus apice rotundatus; tubus triplo longius glaber; lobi pallide-aurantiaci intus glabri; lobus posterior extra minute pilosus apice rostratus; lobi laterales extra glabri apice rotundati; labellum concavum 1,6 cm. latum, 2 cm. longum apice incisum aurantiacum ad medianum obscurius coloratum; staminodia aurantiaca; thecae 6 m.m. longae pallide aurantiacae apice obscurius coloratae basi oblique-trancatae; connectivum exappendiculatum; ovarium 3 m.m. longum pilulis pallide brunneis munitum.

---

2. Etwas über Zingiber Zerumbet Rosc.

Eine Zingiber-art, welche in meinem Garten vorkommt und als Zingiber Zerumbet bestimmt wurde, zeigte beim Blühen dieselbe Erscheinung welche Valeton[1]) bei *Zingiber elatum* Roxb. beobachtet hat. An einer und derselben Pflanze fand ich die meisten Blütenstände von mit Niederblättern bekleideten Stengeln getragen; eine Ähre stand aber endständig auf normal beblättertem Stengel. Beim Herauskriechen der Ähre wurden die Blattscheiden

[1]) Dr. Th. Valeton. Ueber neue und unvollständig bekannte *Zingiberaceae* aus West-Java und Buitenzorg. Bulletin de l'Institut Botanique de Buitenzorg.

SOMMAIRE.

Articles:

Tine Tammes. Die genotypische Zusammensetzung einiger Varietäten derselben Art und ihr genetischer Zusammenhang 217

H. Heukels. Die Kreuz- und Selbstbefruchtung und die Vererbungslehre . . . 278

C. van Zijp. Beiträge zur Kenntnis der Zingiberaceën Mit 1 Textfig. und Tab. II und III 340

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M. M.

M. W. Beyerinck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt,
Hugo de Vries, Th. Weevers et
F. A. F. C. Went.

Volume XII. Livraison 4.

Nachdruck und Uebersetzung verboten.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden,
overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

M. de Waal. — 1915. — Groningue.

RECUEIL

DES

TRAVAUX BOTANIQUES NÉERLANDAIS.

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M. M.

M. W. Beyerinck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt,
Hugo de Vries, Th. Weevers et
F. A. F. C. Went.

Volume XII. Livraison 4.

Nachdruck und Uebersetzung verboten.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden,
overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

M. de Waal. — 1915. — Groningue.

SOMMAIRE.

Articles:

J. C. Baart de la Faille. On the Logarithmic Frequency Curve and its Biological Importance with 4 Textfig. . . 349

Lucie C. Doyer. Energie-Umsetzungen während der Keimung von Weizenkörnern. Mit Tab. IV und V 369

Ina Voormolen. Index alphabétique 424

On the Logarithmic Frequency Curve and its Biological Importance

by

C. J. BAART DE LA FAILLE.

LIBRA
NEW Y
BOTANI
GARDE

When a study in biological statistics has advanced so far, that its results are expressed in the form of a frequency table or a variation polygon, we must by no means think that we have attained our end. It is desirable that these results should give us a deeper insight into the biology of our material.

In this connection I will not here treat of the coefficients expressing the degree of variability, but only of the conclusions to be drawn from the way in which the frequencies are distributed.

The fact that the broken line of a polygon does not satisfy our mind, and that we feel intuitively inclined to smoothen it into a curve, is justified by the following two considerations. First, there are irregularities due to the restricted number of individuals; with a similar but more numerous material these would gradually disappear. Secondly, the necessity of dividing the line of abscissae into a convenient number of intervals, gives to the line connecting the summits of the ordinates a broken character that is not inherent in the measured quality. In general we may suppose that the ideal distribution of frequencies would show a fluent line.

Now we may assume the existence of an analytical curve which would completely coincide with the ideal

distribution just mentioned. As the equation of this curve would yield a surer basis for further inferences, it will be of great importance to obtain it.

Until now, a methodical inquiry into the type of this curve has seemed impossible. In practice every investigator, having a predilection for a definite type, tries to make a curve of that class agree as much as possible with the data. A perfect harmony between the analytical curve and the observations is never to be expected because of the irregularities in the latter. We can even imagine the case of two wholly different types both fitting equally well. An absolute criterion, which would enable us to decide which is the true type, is wanting. All we can do is to aim at a great probability that we are dealing with the true curve.

The reliability of our conclusions increases in proportion as the material is selected more carefully. This should be homogeneous, and also numerous: we need a far greater number than 300, which is generally considered sufficient for a variability coefficient.

It will be evident that the more a curve agrees with the data, the greater the probability of its being the true one. Investigators with decided mathematical bent, such as Pearson and his followers, are apt to regard the agreement as the only criterion. To me it would seem also of importance, if we could interpret our curve biologically, or in other words, if we could imagine causes which may have led to this special type of distribution.

This, then, is actually the case with Kapteyn's type of Skew Frequency Curves, for which I refer to his admirable mathematical treatment of the relations between causes and their effects [1]). I will cite only some of the

---

[1]) J. C. Kapteyn, Skew Frequency Curves in Biology and Statistics. Groningen, Noordhoff. 1903.

most essential points of his method, without some knowledge of which it would be impossible to understand clearly what I am going to say about the Logarithmic Curve, which will be treated as a special case of these Skew Curves.

Every individual has grown up under the influence of a complex of „causes", among which every amount of food, water, light, is to be reckoned. This complex has for each individual its own value; we will indicate it by the variable quantity z.

The distribution of these z's is supposed to follow a normal curve. If, notwithstanding this, the distribution of the measures x attained by the individuals, is found skew and not normal, this must be due to the special manner in which the organisms have undergone the influence of these causes, or reacted upon them.

When there is no hereditary diversity among the individuals, the correlation between causes and measures will be complete. If the ones vary independently, the others may be said to vary dependently. Let us express their connection by the equation

$$z = F(x).$$

Then, with an increase dz of the z, corresponds an increase dx of the x, so that

$$dz = F'(x)dx, \text{ or}$$

$$dx = \frac{1}{F'(x)}dz.$$

Here we see expressed the manner of reacting on the causes; the factor $\frac{1}{F'(x)}$ means that in general an increase of x during the period of growth depends on the value already attained.

Kapteyn's method now consists in an endeavour to find a *normal* curve of z's related to the empirical skew curve of x's, sot hat equal frequencies exist between every

two z's in the one, and their corresponding x's in the other, while the abscissae are values not of x itself, but of $z = F(x)$; or, in other words, a normal curve obtained by substituting for every x the corresponding value of a $z = F(x)$. If we succeed, the form of $F(x)$ will be known, and consequently also the „reaction factor" $\frac{1}{F'(x)}$, important for our knowledge of the physiology of growth.

So far no special supposition was made as to the type of $F(x)$. Kapteyn now introduces a type by which a considerable number of observed curves were found to be satisfactorily represented; namely

$$F(x) = (x + k)q.$$

It implies, that the effect of normally distributed causes has been proportional to

$$\frac{1}{F'(x)} = \frac{1}{q} \cdot (x + k)^{1-q},$$

or simply to $(x + k)^{1-q}$, q being a constant.

The equation of the normal curve, being in its general form

$$y = \frac{h}{\sqrt{\pi}} \cdot e^{-h^2(z - M)^2}$$

now becomes

$$y = \frac{h}{\sqrt{\pi}} \cdot e^{-h^2[(x + k)q - M]^2}$$

and that of the theoretical skew curve derived from it

$$y = \pm \frac{hq}{\sqrt{\pi}} \cdot (x + k)^{q-1} \cdot e^{-h^2[(x + k)q - M]^2}.$$

To obtain the four parameters M, h, k, q, we choose on the line of abscissae four equidistant points $x_1 \ldots x_4$. Let $(-)$ be the probability integral from the starting point of the curve to an x in general, then we get four equations by putting the $(-)$'s of the theoretical curve in the points $x_1 \ldots x_4$ equal to those of the empirical one. If the solution succeeds, we may speak of a warranted fourfold

coincidence between the two curves. Strictly speaking, there is equal frequency in *five* intervals, including also the interval past x_4.

Finally, by the aid of the constants, a theoretical value of Θ is to be computed for each x, and to be compared with the data.

Kapteyn's method is open to criticism, because of the arbitrary choice of the four x's. By taking other points, we shall obtain other constants. I have given some instances of this fact on p. 26—27 of my dissertation [1]). But, although mathematicians will assert that we can imagine better-fitting curves than Kapteyn's, still they cannot but consider it greatly to his credit that his method alone throws some light on the causes of variation, by very simple and yet correct reasoning [2]).

If an empirical curve is normal itself, we have to do with the case $F(x) = x$, and $\frac{1}{F'(x)} = 1$. This implies that an increase of x has been independent of x.

Among the cases in which an increase does depend on x, the most simple one is a *direct proportionality* to the measure already attained, and it is this which leads to a *logarithmic* distribution. The condition

$$\frac{1}{F'(x)} = x$$

is satisfied by

$$F(x) = \log.x.$$

Consequently the curve generated under these circumstances is a skew curve, from which a normal one is obtained when we substitute every x by its logarithm. Hence the name.

---

[1]) Statistische onderzoekingen bij *Senecio vulgaris* L. Groningen 1914.

[2]) A. O. Holwerda, Frequentiecurven. Diss. Utrecht 1913. p. 167—168.

The logarithmic curve has a historical interest, being the first skew frequency curve ever studied, namely by D. Mc. Alister [1]), on F. Galton's instigation [2]). (Originally the name of „Curve of Facility" was given to it.) Kapteyn supposes that this type „probably represents one of the most important classes occurring in nature" [3]). Even Pearson, in spite of his antagonism against Kapteyn's method in general, has no theoretical objections to this special curve, and discards it on account only of the unfavourable results of a series of testing-proofs [4]).

It is curious that the *physiological* considerations which led Galton to his discussion of the „Law of the Geometric Mean" should have impressed Pearson so deeply, that he also chose his test-objects from this domain and not from that of *variability*. Mc. Alister's treatment of the logarithmic curve is purely mathematical. Nobody seems to have tried earnestly its use in variation statistics. So there remained a gap to be filled up. Feeling a favourable disposition towards this curve because of the simplicity of its basis, I have been looking for instances.

Which are the characteristics that induce us to suppose a logarithmic distribution?

The skewness must be *positive*, that is, the ascent must be steeper than the descent.

The Median (*Med*) must be not the *arithmetic* but the *geometric* mean of the values q_1 and q_3 (25th and 75th

[1]) The Law of the Geometric Mean. Proc. Roy. Soc. XXIX. 1879. p. 367.

[2]) Geometric Mean in Vital and Social Statistics. Proc. Roy. Soc. XXIX 1879. p. 365.

[3]) Skew Frequency Curves p. 22.

[4]) K. Pearson. „Das Fehlergesetz und seine Verallgemeinerungen durch Fechner und Pearson". A Rejoinder. Biometrika IV. 1905. p. 193—194.

Centesimal Grades, quartile-limits). Consequently, the two Quartiles must be unequal, $Q_2 > Q_1$; their ratio $\frac{Q_2}{Q_1}$ must be the same as $\frac{Med}{q_1}$ or $\frac{q_3}{Med}$.

Med must also be the geometric mean of every pair of Grades equidistant from 50 %. This will be understood from what follows. Two points on the line of abscissae of the normal *z*-curve, equidistant from its Mean (*M*), will include equal frequencies on either side of *M*. These two values, however, are the logarithms of the corresponding *x*'s, and $M = log.Med$; thus in the skew curve the two *x*'s including equal frequencies on either side of *Med*, will bear equal *ratios* to *Med*.

Here we see the importance of the Median, which is, in fact, the Geometric Mean of the whole series. Neither the Arithmetic Mean (lying to the right of it) nor the Mode (to the left) are of importance in the logarithmic curve.

The indications just mentioned were present in two frequency series from the material which I had collected for my dissertation, namely 300 plants of *Senecio vulgaris* L. For particulars about my material I refer to this publication. Let it suffice here to say that although in these wildgrowing plants no strict homogeneity was to be expected, I found in none of the studied characters a marked heterogeneity. I am quite sure that all the individuals belonged to one and the same subspecies.

For most of the characters I had taken only one measure per plant. These series were not numerous enough for analysis, but only for the computation of coefficients for variability and skewness. Fortunately, a few series were represented by more measures, and among these were the two instances which I am going to describe.

1st. *Top Cells of Pappus.*

The pappus hairs are composed of a small number of cell-rows, generally 4. As a rule, two of these reach

the top. I had collected 275 capitula from as many plants, and on each of these I measured the length (see Fig. 1, $a—b$) of 10 top cells at random, avoiding any preference. There exists a wide variability even among the pappus of a single flower, hardly less than the total variability of these cells. So my series of 2750 lengths may be said to represent a typical scheme of distribution for this kind of cells. The curve was sufficiently fluent when I had divided the range of variation into 25 intervals. See Table 2.

I had first applied the general solution according to Kapteyn's method, and obtained an analytical curve which fitted properly. Its constants were $M = 3.430$; $h = 0.581$; $k = -9\frac{1}{3}$; $q = +0.7$.

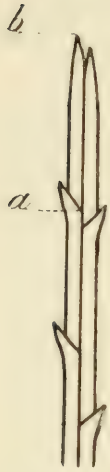


Fig. 1.

Wishing now to try a logarithmic curve, which represents the special case $k = 0$, $q = 0$, I found on p. 34 and 35 of the „Skew Frequency Curves" the formulae for the less special case $q = 0$ but k not 0. If a priori q is supposed to be 0, the equation contains only 3 parameters, for the solution of which only 3 values of x with their $^{(-)}$'s are required. The warranted coincidence is now but threefold; if there is found a more complete harmony, it is a check on the correctness of the supposition.

Similarly, if also k is supposed to be 0, there remain no more than *two* constants to be solved, by means of only two values of x and $^{(-)}$. No more than twofold coincidence is warranted; but nobody will apply this solution unless a logarithmic distribution is suspected, and here, too, the correctness of the supposition will be proved by a more complete harmony.

The formulae for this case are very simple. The constant λ, being in general $\frac{x_1 + k}{i}$, now becomes $\frac{x_1}{i}$,

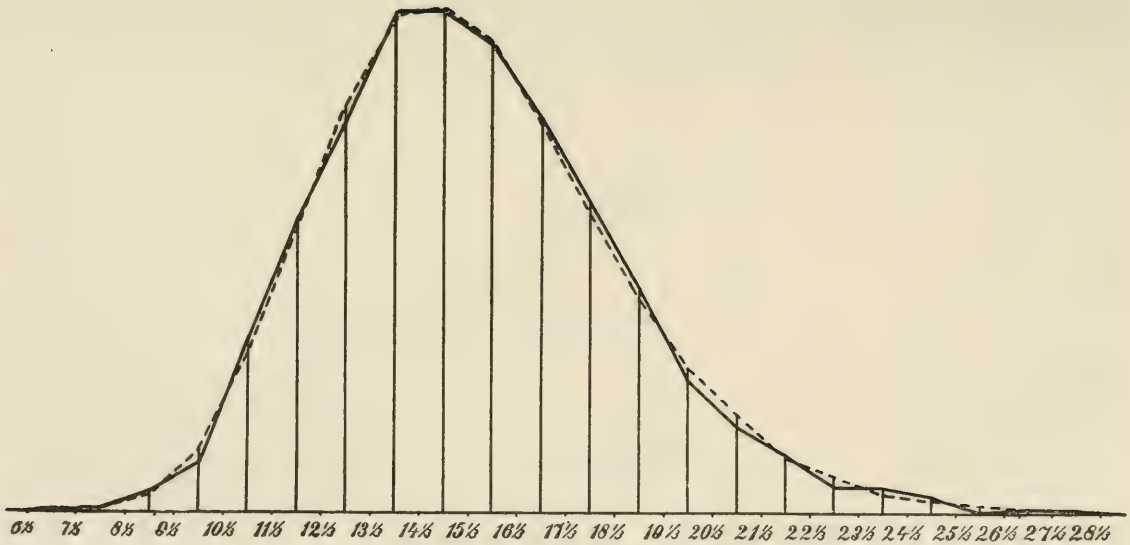


Fig. 2. Frequency-Curve of 2750 top cells of Pappus.
———— Empirical.
······ Logarithmic.
Scale of Ordinates: 1 % = 0.5 cm.
Area of Curve: $^{100}/_{3}$ cm².

so that

$$x_1 = \lambda i, \qquad x_2 = (\lambda + 1)i.$$

λ is known from the beginning.

After looking up in Kapteyn's table 1b the two values R_1 and R_2 corresponding to the two Θ's we find M and h thus:

$$h = \frac{R_2 - R_1}{\log.(\lambda + 1) - \log.\lambda} = \frac{R_2 - R_1}{\log.\frac{x_2}{x_1}}.$$

$$M = -\frac{R_1}{h} + \log.\lambda + \log.i = -\frac{R_1}{h} + \log.x_1.$$

Finally, the equation of the analytical curve itself becomes

$$y = \frac{h}{\sqrt{\pi}} \cdot \frac{\text{mod}}{x} \cdot e^{-h^2(\log.x - M)^2}$$

For my series of pappus cells I obtained the constants

$$M = 1.1802; \quad h = 8.47;$$

and the equation

$$y = \frac{8.47}{\sqrt{\pi}} \cdot \frac{\text{mod}}{x} \cdot e^{-8.47^2(\log.x - 1.1802)^2}.$$

It will be noted that this set of constants differs widely from that obtained by the general solution. In fact, in the case $q = 0$ the parameters M and h have an altered meaning. (See Kapteyn, p. 20, footnote).

My Tables 1 and 2 give the comparison between the observations and the two solutions, General (Sol. 1) and Logarithmic (Sol. 2). With the latter, I had expected more than the twofold coincidence promised. But I had certainly not expected a harmony even *better* than that obtained by the general solution, especially at the ends of the curve. There are somewhat smaller differences, and *more points of contact.*

I conclude almost with certainty, that, in the case of my pappus cells, the logarithmic curve is the true one, so that the growth of these cells has been governed by this law: Increase directly proportional to the length already acquired.

2nd Instance. *Short bracts of the involucre.*

On the outside of the single row of long bracts there stand a rumber of much shorter ones, oval shaped, pointed, with a black-coloured top. The exact spot where the stalk of the capitulum begins to broaden into the receptacle, is not to be marked; neither is there a sharp limit between the bracts properly so called and the one or two leaflets often produced lower on the stalk. So I was

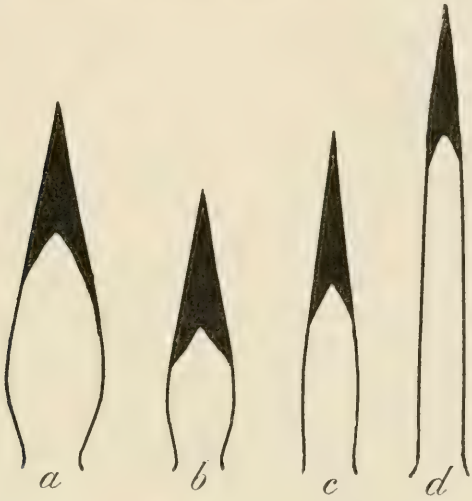


Fig. 3. Types of Bracts.
a. Lower transitional leaflet.
b. Typical bract.
c, d. Higher transitional leaflets.

obliged to include in my material of short bracts all the leaflets above the last branching. Likewise there exist, however rare, leaflets intermediate between short and long bracts. They approach the linear shape of the latter; but as long as they were placed below the edge on which the long bracts stand, I had to count them also among the short type.

On 268 capitula from as many plants I measured the length of all these short bracts, a total of 3685. Their empirical curve showed unmistakable positive skewness. So I tried a logarithmic curve obtained with two values of x near q_1 and q_3. ($x_1 = 13$, $x_2 = 17$). But this proved decidedly not to be the true one. It remained below the empirical curve in the terminal parts and above it in the middle: in short, it ran too steeply. The cause was obvious: the empirical curve had a long „tail", due to the transitional leaflets being no true bracts but of greater length than these.

I now wanted to make out if perhaps a logarithmic curve would agree with the parts where no influence of these plus-variates is yet felt. Kapteyn's method does not provide for this case, as it deals only with homogeneous material. So I had to look for a solution myself, and I succeeded by reasoning as follows.

Let there be, mixed up with every 100 typical individuals, a number of a which differ from the type: together $100 + a$. If a curve were constructed only of the typical individuals on such a scale that it included with the line of abscissae an area 100, then it might coincide completely with a theoretical curve of this same area 100. By now adding the nontypical individuals, the area of the empirical curve becomes $100 + a$; but its left part (where none of these plus-variates occur) continues to coincide with the theoretical curve, of which the area is only 100.

If we now choose two values x_1 and x_2 in the region where only typical individuals occur, and if $(-)_1$ and $(-)_2$ represent the percentage of observations in the *whole* material below these values, then of the *typical* individuals $\frac{100 + a}{100} \cdot (-)_1$ lie below x_1, and $\frac{100 + a}{100} \cdot (-)_2$ below x_2. These reduced $(-)$'s are to be the values of the probability integral for x_1 and x_2 in the theoretical curve that represents

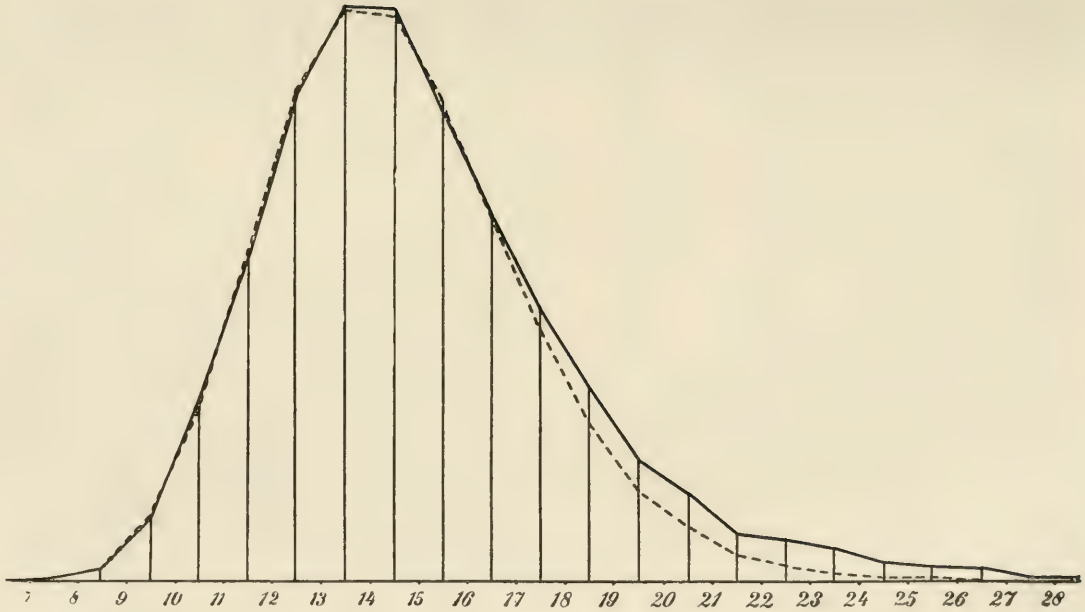


Fig. 4. Frequency-curve of 3685 Bracts. —— Empirical. ····· Logarithmic.
Scale of Ordinates: 1 % Emp. = 0.535 cm. 1 % Log. = 0.500 cm.
Area of Curves: Empirical $^{107}/_{3}$ cm². Logarithmic $^{100}/_{3}$ cm².

only the type. Consequently the *reduced* Θ's are to be used for the solution of the constants.

Unfortunately the number a is not known; neither is the factor $\frac{100 + a}{100}$ by which the empirical Θ's are to be multiplied. But as soon as we assume a definite value for a, the solution can be carried through. Different values of a will of course yield different curves; the higher the value, the steeper the curve. We may now fix the condition that ihe empirical and theoretical curve shall coincide at a third point, whereby a becomes a sort of parameter to be determined.

I first tried the value $a = 10$, thus $\frac{100 + a}{100} = 1{,}1$.

This gave:

Values of x used	$x_1 =$	13	$x_2 =$	17
Empirical Θ's	$\Theta_1 =$	0.274	$\Theta_2 =$	0.779
Reduced Θ's $(1.1 \times \Theta)$		0.302		0,857
Values of R from Table 1^b	$R_1 =$	$-$ 0.367	$R_2 =$	$+$ 0.755

Hence: $h = \frac{0.367 + 0.755}{\log. \frac{17}{13}} = 9.63$

$$M = \frac{0.367}{9.63} + \log.\ 13 = 1.15205.$$

With these constants I computed the theoretical value of Θ for $x = 15$, a point equidistant between x_1 and x_2.

$$R = h(\log. x - M) = + 0.232$$

$$\text{Reduced } \Theta = 0{,}628;\ \Theta = 0.571.$$

Empirical $\Theta = 0.566$. Difference Emp. $-$ Theor. $= -0.005$.

The original logarithmic curve had given at this point a difference $+$ 0.014 between Empirical and Theoretical Θ. I expected that the value for a obtained by interpolation, namely $a =$ about 7, would yield the desired harmony. I got:

$$h = 9.18;\quad M = 1.15575.$$

As seen in Table 3 and 4, the series of computed Θ's,

and also the series of frequencies, now agree admirably with the empirical data (reduced numbers) as far as the point $x = 17$. From here the theoretical Θ's approach the final value 1.000; whereas the empirical Θ's increase more rapidly to the final value 1.070, and diverge more and more from the former, since this is the region where we meet the non-typical leaflets. Their number in each interval is expressed by the difference between the ordinates of the frequency curves.

These results justify the following conclusion:

About $\frac{100}{107} = 93\,\%$ of the bracts in question belonged to a type governed fully by the Law of the Geometric Mean. The remaining $7\,\%$ (in this case about 241) were non-typical, transitional leaflets, some inserted lower and the rest higher, but all of greater length.

I have also measured the breadth of these same bracts, and I should like to have treated this series in an analogous manner. But in this respect the lower transitional leaflets were extreme variates on the plus side, being shaped like normal bracts but more robust; on the contrary the more linear-shaped higher leaflets were extreme variates on the minus side. I have ascertained the fact that, in comparison with a logarithmic curve, the empirical distribution shows „a tail" on either side. Although I suppose that the middle part would follow a logarithmic distribution, I have not tried to find the theoretical curve, as it would never afford a *striking* instance.

And this alone I intended to show: the existence of striking cases where it is almost certain that organs have been governed by the Law of the Geometric Mean.

It is my personal conviction, that Logarithmic distribution represents a more frequent case in nature than even the Normal curve. Among 145 frequency series from my own material no less than 111 showed positive

skewness. The numbers were mostly too small for a trustworthy analysis, as stated before; but I consider the predominance of positive skewness as a very strong indication of a more frequent occurrence of Logarithmic distribution than has hitherto been supposed.

Arnhem, May 1915.

Table I. Pappus-cells.

Integrals.

x Unit = 0.01056 mm.	Observed.		Computed.		Diff. Obs—Comp.	
	Indiv. below x	Θ	Sol. 1.	Sol. 2.	Sol. 1.	Sol. 2.
$6^1/_3$	1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
$7^1/_3$	3	001	000	000	+ 1	+ 1
$8^1/_3$	5	002	000	001	+ 2	+ 1
$9^1/_3$	22	008	002	006	+ 6	+ 2
$10^1/_3$	61	022	023	023	— 1	— 1
$11^1/_3$	189	069	070	066	— 1	+ 3
$12^1/_3$	408	148	**148**	143	0	+ 5
$13^1/_3$	699	254	258	**254**	— 4	0
$14^1/_3$	1070	389	**388**	388	+ 1	+ 1
$15^1/_3$	1443	525	524	525	+ 1	0
$16^1/_3$	1793	652	**651**	653	+ 1	— 1
$17^1/_3$	2087	759	759	**759**	0	0
$18^1/_3$	2319	843	**843**	840	0	+ 3
$19^1/_3$	2487	904	903	898	+ 1	+ 6
$20^1/_3$	2585	940	943	937	— 3	+ 3
$21^1/_3$	2649	963	968	963	— 5	0
$22^1/_3$	2693	979	983	978	— 4	+ 1
$23^1/_3$	2712	986	992	988	— 6	— 2
$24^1/_3$	2732	993	996	993	— 3	0
$25^1/_3$	2743	997	998	996	— 1	+ 1
$26^1/_3$	2744	998	999	998	— 1	0
$27^1/_3$	2747	999	1.000	999	— 1	0
$28^1/_3$	2749	1.000	1.000	1.000	0	0
$29^1/_3$	2750	1.000	1.000	1.000	0	0

N.B. The numbers in bold-faced type were used for the solutions.

Table 2. Pappus-cells.

Frequencies.

x Unit = 0.01056 mm.	Observed.		Computed.		Diff. Obs—Comp.	
	Indiv.	%0	Sol. 1	Sol. 2	Sol. 1	Sol. 2
$6^1/_3$	1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
$7^1/_3$	2	001	000	000	+ 1	+ 1
$8^1/_3$	2	001	000	001	+ 1	0
$9^1/_3$	17	006	002	005	+ 4	+ 1
$10^1/_3$	39	014	021	017	— 7	— 3
$11^1/_3$	128	047	047	043	0	+ 4
$12^1/_3$	219	079	078	077	+ 1	+ 2
$13^1/_3$	291	106	110	111	— 4	— 5
$14^1/_3$	371	135	130	134	+ 5	+ 1
$15^1/_3$	373	136	136	137	0	— 1
$16^1/_3$	350	127	127	128	0	— 1
$17^1/_3$	294	107	108	106	— 1	+ 1
$18^1/_3$	232	084	084	081	0	+ 3
$19^1/_3$	168	061	060	058	+ 1	+ 3
$20^1/_3$	98	036	040	039	— 4	— 3
$21^1/_3$	64	023	025	026	— 2	— 3
$22^1/_3$	44	016	015	015	+ 1	+ 1
$23^1/_3$	19	007	008	010	— 1	— 3
$24^1/_3$	20	007	004	005	+ 3	+ 2
$25^1/_3$	11	004	002	003	+ 2	+ 1
$26^1/_3$	1	000	001	002	— 1	— 2
$27^1/_3$	3	001	001	001	0	0
$28^1/_3$	2	001	000	001	+ 1	0
	1	000	000	000	0	0
	2750	0.999	0.999	1.000		

Table 3. Bracts,

Integrals.

x Unit = 0.144 mm.	Observed.			Computed Θ	Difference Red—Comp.
	Indiv. below x	Θ	Reduced (1.07 Θ)		
6	1	0.000	0.000	0.000	0.000
7	1	000	000	000	0
8	4	001	001	001	0
9	15	004	004	004	0
10	74	020	021	022	— 1
11	247	067	072	069	+ 3
12	552	150	160	160	0
13	1011	274	294	294	0
14	1550	421	450	450	0
15	2087	566	606	604	+ 2
16	2528	686	734	735	— 1
17	2872	779	834	834	0
18	3127	849	908	902	+ 6
19	3309	898	961	945	+ 16
20	3423	929	994	970	+ 24
21	3506	951	1.018	985	+ 33
22	3549	963	031	992	+ 39
23	3587	973	042	996	+ 46
24	3618	982	051	998	+ 53
25	3638	987	056	999	+ 57
26	3652	991	060	1.000	+ 60
27	3661	993	063	000	+ 63
28	3665	995	064	000	+ 64
29	3667	995	065	000	+ 65
30	3669	996	066	000	+ 66
∞	3685	1.000	1.070	1.000	+ 0.070

Table 4. Bracts.

Frequencies.

x Unit — 0.144 mm.	Observed: Indiv.	Observed: y in ‰	Observed: Reduced (1.07 y)	Computed ‰	Difference Red—Comp	
6	1	0.000	0.000	0.000	0.000	
7	—	000	000	000	0	
8	3	001	001	001	0	
9	11	003	003	003	0	
10	59	016	017	018	— 1	
11	173	047	050	047	+ 3	0
12	305	083	089	091	— 2	
13	459	125	133	134	— 1	0
14	539	146	157	156	+ 1	
15	537	146	156	154	+ 2	
16	441	120	128	131	— 3	0
17	344	093	100	099	+ 1	
18	255	070	074	068	+ 6	
19	182	049	053	043	+ 10	
20	114	031	033	025	+ 8	
21	83	023	024	015	+ 9	
22	43	012	013	007	+ 6	
23	38	010	011	004	+ 7	
24	31	008	009	002	+ 7	0.072
25	20	005	006	001	+ 5	
26	14	004	004	001	+ 3	
27	9	002	003	000	+ 3	
28	4	001	001	000	+ 1	
29	2	001	001	000	+ 1	
30	2	001	001	000	+ 1	
	16	004	005	000	+ 5	
	3685	1.001	1.072	1.000		

Energie-Umsetzungen während der Keimung von Weizenkörnern

von

Lucie C. DOYER.

EINLEITUNG.

Wo wir auch das materielle Leben betrachten, sei es im Pflanzen- oder Tierreich, bei den höchst organisierten oder bei den niedrigsten Organismen, da treffen wir wohl immer als das Wesentlichste die fortwährende Abwechslung von Energie-Aufnahme und -Abgabe an. Einerseits wird die Energie in den Organismus als aufgenommene Nahrung eingeführt; bei der Kohlensäure-Assimilation entstammt andererseits die Energie direkt vom Lichte. Diesem Assimilationsprozess steht immer der, der Dissimilation gegenüber; die aufgenommene Energie wird wieder frei und zu zahlreichen Lebensvorgängen angewandt.

Es sind gerade diese Energieumsetzungen, die ich zum Gegenstand der hierfolgend beschriebenen Versuche gewählt habe, und speziell diejenigen, welche in Weizenkörnern während der Keimung im Dunkeln stattfinden. Diese Experimente wurden im Botanischen Institute in Utrecht ausgeführt. An dieser Stelle möchte ich die Gelegenheit benützen Herrn Professor Went nochmals meinen verbindlichsten Dank auszusprechen für das Interesse, das er stets an meiner Arbeit genommen und für die freundliche

Weise in der er mir über die Schwierigkeiten, die sich mir dabei entgegenstellten, hinweg geholfen hat.

Während der Reifung des Korns ist in demselben eine grosse Menge Reservestoffe aufgespeichert worden, und diese aufgespeicherte Energie steht dem Keimpflänzchen zur Verfügung, sobald es dieselbe zur ersten Entwickelung braucht.

Während der Ruhezeit ist der trockene Samen in diesem Zustande unverändert liegen geblieben; die Atmung ist so äusserst schwach, dass diese keinen nennenswerten Energieverlust verursacht. Die Keimung fängt mit Wasseraufnahme an; bei dieser Imbibition wird Wärme, also Energie, frei. Findet nun die Keimung im Dunkeln statt — wie das bei meinen Versuchen immer der Fall war — so ist eine Energie-Aufnahme von draussen mittelst Kohlensäure-Assimilation ausgeschlossen; die ganze, zur weiteren Entwickelung nötige Menge Energie wird von den Reservestoffen geliefert. Diese fangen auch alsbald an sich in weniger hoch-molekulare Verbindungen umzuwandeln, und auch die Atmung wird vom Anfang der Keimung an stets kräftiger. Dieses sind schon zwei Prozesse, vermittelst welcher frei gewordene Energie zur Verfügung kommt.

Einesteils wird diese Energie entweder für synthetische Prozesse angewandt, welche Baumaterial für die wachsende Pflanze liefern, oder für das Zustandekommen osmotischen Druckes, oder zur Überwindung innerer oder äusserer Widerstände, derjenigen, zum Beispiel, welchen die Wurzel beim Wachsen begegnet etc. etc.

Anderenteils wird die frei-werdende Energie als Wärme an die Umgebung abgegeben, entweder als notwendiger aber schädlicher Verlust, oder als unumgängliche Lebensbedingung. Im hiesigen Falle, bei den keimenden Weizenkörnern — wie im Pflanzenreich im Allgemeinen — wird diese Wärme-Abgabe vielleicht eher als ein Verlust, als wie eine unumgängliche Lebensbedingung aufzufassen sein,

denn nur in sehr wenigen Ausnahmefällen ist diese freikommende Wärme im Stande die Pflanze auf eine höhere Temperatur als die der Umgebung zu bringen, und wenn dieses doch der Fall ist, so ist es nur für sehr kurze Zeit und auf eine sehr wechselnde Temperatur im Bezug auf die Bedingungen der Umgebung. (Feuchtigkeitsgehalt der Luft, etc.).

Um nun zu einer richtigen Vorstellung dieser Energie-Umsetzungen während der Keimung zu gelangen, kann man verschiedene Wege einschlagen.

Diese sind:

1. Die Verbrennungswärme des Samen sowohl vor der Keimung zu bestimmen, wie nachdem diese eine bestimmte Zeit fortgeschritten ist.

2. Das Volumen ausgeatmeter Kohlensäure zu bestimmen, und zu berechnen wieviel Wärme bei der vollständigen Oxydation des Atmungsmaterials zu diesem Volumen Kohlensäure frei geworden sein musz.

3. Die frei gewordene Wärme direkt mittelst Temperatursteigerung zu messen.

Der Wert und der Zusammenhang dieser drei Methoden zur Bestimmung der während der Keimung stattfindenden Energie-Umsetzungen, werden in dem eigens gewidmeten Kapiteln betrachtet werden. Gerade mit dieser dreifachen Weise der Energiebestimmung ist ein grosser Vorteil verbunden; sie gibt nämlich einen Blick auf Energiemengen, die nicht identisch sind, sich aber ganz gut ergänzen und führt somit zu einer besseren Einsicht in die gegenseitigen Energieverhältnisse.

Der Energieverlust während der Keimung, vermittelst der Verbrennungswärme berechnet.

Bevor ich die Experimente zur Bestimmung der Verbrennungswärme bespreche, will ich hier kurz auseinandersetzen wie diese sich zum Energieverlust verhält.

Während der Keimung werden die, in dem Samen aufgespeicherten Reservestoffe, die, von welcher Zusammensetzung sie sonst auch sein mögen, stets hoch-molekulare Verbindungen sind, in Verbindungen von einer kleineren Anzahl Atome oder zum Teil sogar ganz in Kohlensäure und Wasser aufgespalten.

Bei diesen exothermischen Prozessen wird, wenn sich sonst keine Einflüsse geltend machen, die frei gewordene Wärme durch Austausch mit der Umgebung abgegeben werden. Diesen Prozessen stehen aber eine Menge endothermischer Reaktionen gegenüber; die Umwandelungsprodukte werden nämlich zum Teil nach Stellen transportiert, wo sie zum Aufbau der neuen Pflanze, d. h. zur Bildung von Zellwänden, Protoplasma etc., wieder aufgebraucht werden. Aus weniger komplizirten Verbindungen werden also wieder höher-molekulare rückgebildet. Bei dem Zustande-kommen dieser Prozesse wird die, bei den exothermischen Prozessen freigewordene, Wärme also teilweise wieder festgelegt.

Ein anderer Teil der freigewordenen Energie wird zur Überwindung innerer und äusserer Widerstände und zur Entstehung osmotischen Druckes angewandt.

Die ganze Quantität der, bei der Keimung freigewordenen,

Energie übertrifft aber diejenige, welche ausschliesslich zum Gange der Lebensprozesse benötigt ist, denn aus der Temperatur-Steigerung der Keimpflanzen darf man wohl mit Recht auf einen Überschuss freier Energie schliessen, der als Wärme abgegeben wird.

Bestimmt man die Verbrennungswärme von Samen und Keimpflanzen, so wird man also finden, dass diese bei der Keimung abnimmt. Dieser Energieverlust stimmt also überein: 1. Mit der als Wärme abgegebenen Menge Energie. 2. Mit der zu osmotischen Zwecken und 3. Zur Ueberwindung von Widerständen angewandten Menge.

Diejenige Energie, die während der Keimung benutzt worden ist, die neue Pflanze zu bilden, und als chemische Energie festgelegt ist, wird von dem Unterschied der Verbrennungswärmen nicht angegeben. Wie gross diese Menge Energie also gewesen ist, die eine so bedeutende Rolle während der Keimung gespielt hat, kann man aus der Verbrennungswärme nicht schliessen.

Die Verbrennungswärme wurde mittelst einer Berthelot'schen Bombe bestimmt. Herr Professor Cohen hat die Güte gehabt mir in seinem van 't Hoff Laboratorium einen Platz zu überlassen und mir die zu der Bestimmung nötigen Hilfsmittel freundlichst zu gewähren.

In dieser Berthelot'schen Bombe wird der zu untersuchende Stoff unter hohem Sauerstoff-Drucke (von 20 Atm.) verbrannt, während man die Temperaturerhöhung des Wassers, von welchem die Bombe umspült ist, misst. Hat man zuvor die, von der freigewordenen Wärme-Einheit verursachte, Temperaturerhöhung des Wassers bestimmt, so kann man aus jeder willkürlichen Temperaturerhöhung die Quantität freigekommener Wärme berechnen. Für weitere Einzelheiten der Vorrichtung weise ich auf Ostwald Luther, Physiko-chemische Messungen. 3. Auflage 1910, Seite 327, hin.

Zuerst musste also die Bombe geaicht werden: dieses

geschah mittelst Verbrennung einer abgewogenen Menge Naphtalins (Verbr. W. 9668 Kal. pro Gr.). Die Wärmekapazität der Bombe wurde auf diese Weise auf 705,1 bestimmt.

Nachdem diese Wärmekapazität bekannt war, konnte zur Verbrennung der Weizenkörner übergegangen werden. Die Verbrennungswärme derselben wurde sowohl vor der Keimung bestimmt wie nachdem diese einige Zeit fortgeschritten war; der Unterschied in den Verbrennungswärmen gab also den Energieverlust während der Keimung an.

Bevor diese Bestimmungen besprochen werden, müssen noch einige Bemerkungen über die Bedingungen, unter denen die Keimung stattfand, vorangehen.

Die für die Untersuchungen bestimmten Weizenkörner wurden immer zuerst ungekeimt und lufttrocken gewogen. Dieses Gewicht vor der Keimung wird bei den Beschreibungen der Experimente als das „Anfangsgewicht" bezeichnet.

Die Keimung fand in einem gläsernen, mit Wasser gefüllten Gefässe statt; dazu wurde auf das Wasser ein hohler gläserner, mit Gaze überspannter Ring gelegt. Dieser Ring ruhte auf der Oberfläche des Wassers in solcher Weise, dass die Gaze gerade auf dem Wasser lag. Auf diese Gaze wurden die trocknen, zuvor nicht mit Wasser imbibirten Weizenkörner gelegt. Das Gefäss wurde im Dunkeln in einem Treibhause aufgestellt, in dem die Temperatur ungefähr auf 20° C. gehalten wurde.

Es wäre gewiss von grossem Vorteil gewesen, wenn die Temperatur während der Keimung genau konstant gewesen wäre, denn eine Steigung über, oder eine Senkung unter 20° C. übt natürlich einen ziemlich grossen Einfluss auf die Energieverhältnisse aus. Darum wird das Keimung-Stadium nach einer gleichen Anzahl Tage nicht immer ganz dasselbe gewesen sein. Gross kann dieser Unterschied jedenfalls aber nicht gewesen sein, denn die Temperaturschwankungen waren meistens nicht grösser als von 18° bis 22° C.

Ausserdem aber habe ich die Keimung auch in einem Zimmer des Botanischen Laboratoriums stattfinden lassen, in dem eine konstante Temperatur herrschte; in diesem Falle war die Keimung aber viel unregelmässiger und weniger fortgeschritten als die im Treibhause, wahrscheinlich eine Folge des schädlichen Einflusses des Gases, mit welchem das Zimmer auf konstanter Temperatur gehalten wurde, oder vielleicht auch des zu geringen Feuchtigkeitsgehaltes der Luft. Jedenfalls waren diese Unregelmässigkeiten viel grösser als diejenigen, welche von den Temperatur-Schwankungen im Treibhause verursacht worden waren. Darum waren die Ergebnisse der Keimung im Treibhaus zur Vergleichung weit vorzuziehen.

Bevor die Verbrennung der Weizenkörner stattfand, wurden sie getrocknet. Dieses geschah in einem Trockenofen bei 100° C. Die ungekeimten Weizenkörner und diejenigen, die noch wenig gekeimt hatten, konnten nach dem Trocknen unverletzt auf dem Platin-Löffelchen in die Bombe gebracht werden. War die Keimung der Körner aber schon weiter fortgeschritten, so waren die Würzelchen nach dem Trocknen so leicht zerbrechlich, dass es fast unmöglich war, sie unbeschädigt in die Bombe einzuführen; fielen einige Würzelchen dabei von dem Löffel ab, so war natürlich unvollständige Verbrennung nicht ausgeschlossen. Es war also vorzuziehen diese Keimpflänzchen nach dem Trocknen in einem Mörser zu zermalmen, und sie so zermalmt auf den Löffel zu bringen.

Das Gewicht der, zum Versuche bestimmten Körner (es waren immer 100 zu gleicher Zeit) wurde also jedesmal genau bestimmt, bevor die Keimung anfing. Nachher wurden die im Ofen getrockneten Keimpflanzen von Neuem gewogen. Das Platin-Löffelchen war aber zu klein um diesen ganzen Vorrat zu halten. Das Gewicht der auf das Löffelchen gebrachten Pflanzen musste also auch bestimmt werden, und so war dieses eine bekannte Fraktion

des erstgenannten Trockengewichtes. Die Verbrennungswärme dieses letzteren konnte also einfach durch Multiplikation berechnet werden.

Ebenfalls ist noch die Frage berücksichtigt worden, ob vielleicht das Trocknen bei 100° C. einen Einfluss auf die Energie-Menge ausübte. Man hätte annehmen können, dass, bevor die Enzymwirkung von der gesteigerten Temperatur ganz vernichtet worden war, diese Wirkung vielleicht temporär gesteigert gewesen wäre. Der später konstatirte Energieverlust wäre dann unbedingt grösser gewesen als der, den die Keimung verursacht hatte.

Damit der Einfluss dieser Erwärmung beurteilt werden konnte, wurden die Weizenkörner einer anderen Vorbehandlung unterworfen. Sie wurden nämlich zuerst mittelst Abkühlung in einem Gemisch fester Kohlensäure und Aether abgetötet. Dieses Gemisch befand sich in einem Dewar'schen Gefässe. Die Keimpflanzen wurden in einem Reagenzrohre in dieses Gemisch gebracht, und so lange in dieser niedrigen Temperatur gelassen, bis man annehmen konnte, dass sie gefroren waren. Nachher wurden sie wieder im Ofen getrocknet. Wenn nach dieser starken Abkühlung die Wirkung der Enzyme noch nicht ganz vernichtet gewesen wäre, so müsste sie wenigstens doch sehr verlangsamt gewesen sein, und bei der folgenden schnellen Erwärmung auf 100° C. wird jedenfalls die Enzym-Wirkung von der hohen Temperatur schon ganz vernichtet gewesen sein, bevor die günstige Temperatur eine merkbare Beschleunigung verursacht haben könnte.

Hätte also die Vorbehandlung einen wahrnehmbaren Einfluss auf den zu bestimmenden Energieverlust ausgeübt, so hätte die nach dieser abweichenden Vorbehandlung gefundene Verbrennungswärme merkbare Unterschiede zeigen müssen, und dieses war nie der Fall. Die Vorbehandlung war also offenbar von geringem Einfluss auf die Resultate. Weil die Vorbehandlung im Ofen allein

weniger komplizirt war, so wurde diese fernerhin ausschliesslich angewandt.

Als Beispiel vom Gange der Experimente lasse ich hier die vollständige Beschreibung eines derselben folgen; von den anderen werde ich dann nur die Ergebnisse, in einer Tabelle zusammengefasst, geben.

Anfangsgewicht von 100 Weizenkörnern = 4.6626 Gr.

Nach einer viertägigen Keimung wurden dieselben im Trockenofen abgetötet und getrocknet. Das Trockengewicht war = 4.2884 Gr.

Der zur Verbrennung bestimmte Teil hatte ein Gewicht von 0.7310 Gr.

Die Temperatur des Wassers im Kalorimeter wurde jede halbe Minute abgelesen; auf der 5en Minute fand die Verbrennung statt.

	Temperatur des Wassers	Temperatur-Steigerung pro $^1/_2$ Min.	
0 Min.	13.808°		
30 Sek.	13.809°	0.001	Durchschnittliche Steigerung pro $^1/_2$ Min. = 0,001°
1 Min.	13.810°	0.001	
30 Sek.	13.811°	0.001	
2 Min.	13.812°	0.001	
30 Sek.	13.813°	0.001	
3 Min.	13.814°	0.001	
30 Sek.	13.815°	0.001	
4 Min.	13.816°	0.001	
30 Sek.	13.817°	0.001	
5 Min.	!!! (Verbrennung)		
15 Sek.	13.9°		
30 Sek.	14.2°		
45 Sek.	14.4°		

	Temperatur des Wassers.	Temperatur-Steigerung pro $^1/_2$ Min.
6 Min.	14.56°	
15 Sek.	14.60°	
30 Sek.	14.62°	
45 Sek.	14.64°	
7 Min.	14.65°	
15 Sek.	14.66°	
30 Sek.	14.664°	
45 Sek.	14.668°	
8 Min.	14.669°	
15 Sek.	14.670°	
30 Sek.	14.670	
45 Sek.	14.672°	
9 Min.	14.672	
15 Sek.	14.673°	
30 Sek.	14.673	
45 Sek.	14.673°	
10 Min.	14.673°	
30 Sek.	14.673°	
11 Min.	14.673°	
30 Sek.	14.673	
12 Min.	14.672°	0.001
30 Sek.	14.671	0.001
13 Min.	14.671	0.000
30 Sek.	14.671	0.000
14 Min.	14.670	0.001
30 Sek.	14.669°	0.001
15 Min.	14.668°	0.001
30 Sek.	14.668°	0.000
16 Min.	14.667°	0.001
30 Sek.	14.667°	0.000
17 Min.	14.666°	0.001
30 Sek.	14.666°	0.000

Durchschnittliche Senkung pro $^1/_2$ Min. = 0.0005°

Die beobachtete Temperaturerhöhung nach der Verbrennung war 14.673 — 13.818 = 0.855°.

Anzubringende Korrektion = — (6 × 0.001) + (6 × 0.0005) = — 0.003°.

Berechnete Temperaturerhöhung = 0.855° — 0.003 = 0.852°.

Verbrennungswärme des Weizens . . = x Kal.

Verbrennungswärme des Eisendrahts (zur Entzündung) . . . . . = 20.4 Kal.

Bildungswärme von 0.00036 mol. HNO_3*) = 5.4 Kal.

Totale Verbrennungswärme . . = 25.8 + x Kal.

Gemessene Temperaturerhöhung des Kalorimeters = 0.852°.

Das Gewicht des die Bombe umspülenden Wassers war 2.7604 K.G.

Um dieses Wasser 0.852° in Temperatur zu steigern braucht man 0.852 × 2760.4 . . . . . = 2351.9 Kal.

Zur Temperatursteigerung der Bombe 0.852 × 705.1 . . . . . = 600.7 Kal.

Total . . = 2952.6 Kal.

2952.6 Kal. = 25.8 Kal. + x Kal.

x Kal. = 2926.8 Kal. d. i. die Verbrennungswärme von 0.7310 Gr. getrockneten Keimpflanzen.

Das Gewicht von 100 getrockneten Keimpflanzen war 4.2884 Gr.

Deren Verbrennungswärme wäre also gewesen: $\frac{4.2884}{0,7310} \times$ 2926.8 Kal.

*) Bei der Verbrennung entsteht ein wenig Salpetersäure, weil sich im Sauerstoffzylinder immer etwas Stickstoff befindet, der mit dem Sauerstoff in die Bombe eingeführt wird, und der sich bei der hohen Temperatur zum Teil oxydirt. Dieses Oxyd wird in etwas Wasser gelöst und die Menge der entstandenen Salpetersäure wird mittelst Titration bestimmt.

Diese 100 Weizenkörner hatten vor der Keimung ein Gewicht von 4.6626 Gr.

Die Verbrennungswärme von 4-Tage-alten Keimpflanzen, berechnet pro Gr. ungekeimter Weizenkörner war, nach dieser Beobachtung:

$$\frac{1}{4.6626} \times \frac{4.2884}{0.7310} \times 2926.8 = 3682 \; Kal.$$

Was die andern Beobachtungen anbelangt, so glaube ich, dass es genügen wird, hier nur die erhaltenen Resultate, in folgender Tabelle zusammengefasst, anzugeben. Die Verbrennungswärme ist also immer pro Gr. ungekeimten Weizens berechnet.

Die Keimung fand statt bei ungefähr 20° C.	Verbrennungs-Wärme von Weizen pro Gr. Anfangsgewicht berechnet, in Gramm-Kalorien ausgedrückt.		
		Durchschnittswert.	Energie-Verlust.
Ungekeimt.	3748—3774—3778—3794—3797. [1]).	3778	am 1. Tage.
Nach 1. tägiger Keimung			„ 2. „
2. „ „	3756—3793.	3774	
3. „ „	3740.	3740	34 „ 3. „
4. „ „	3653—3681—3682—3707—3707.	3686	54 „ 4. „
5. „ „	3594.	3594	92 „ 5. „
6. „ „	3498.	3498	96 „ 6. „
7. „ „	3318.	3318	180 „ 7. „

Aus diesen Zahlen zeigt es sich, dass während der ersten zwei Tage sehr wenig Energie verloren ging. Auf einen bestimmten Energieverlust für dieses Stadium darf aus diesen Zahlen eigentlich nicht geschlossen werden, denn die Unterschiede der verschiedenen Parallelbestim-

[1]) Die Ergebnisse der Parallel-Bestimmungen sind nach zunehmender Grösse und nicht chronologisch geordnet.

mungen sind viel zu grosz im Verhältnisse zu dem geringen Verlust. Jedenfalls aber ist der Verlust während dieser ersten Tage sehr gering, wahrscheinlich spielt dann die Imbibition eine wichtige Rolle, besonders hier, weil die Samen vor der Keimung nicht erst in Wasser geweicht worden waren. Nachher fangen wahrscheinlich allmählig die Aufspaltungen an, während auch die Atmung kräftiger wird. Auch zeigt sich aus der Tabelle eine tägliche Zunahme des Energieverlusts wenigstens während der ersten 7 Keimungstage.

Wollte man diese Werte des Energieverlusts graphisch darstellen, so würde man eine Kurve finden, die, ungefähr horizontal anfangend, immer schroffer steigt.

Aus dem Energieverlust während der verschiedenen Tage, ist es möglich den Energieverlust pro Stunde pro K.G. Anfangsgewicht zu berechnen.

Nimmt man für den Energieverlust pro Gr. Anfangsgewicht nach zweitägiger Keimung 4 Kalorien an, so würde dieser Verlust während des 1. und 2. Tages pro Stunde pro K.G. Anfangsgewicht ungefähr sein $\frac{1000}{48} \times 4 = 83$ Kal.

Derselbe während des 3. Tages $\frac{1000}{24} \times 34 = 1417$ Kal.

„ „ „ 4. „ $\frac{1000}{24} \times 54 = 2250$ „

„ „ „ 5. „ $\frac{1000}{24} \times 92 = 3833$ „

„ „ „ 6. „ $\frac{1000}{24} \times 96 = 4000$ „

„ „ „ 7. „ $\frac{1000}{24} \times 180 = 7500$ „

Diese Menge verlorener chemischer Energie entspricht also wahrscheinlich derjenigen, die zu osmotischen Zwecken, zur Ueberwindung von Widerständen und zur Abgabe von Wärme angewandt wird.

Wärme-Entwickelung während der Keimung.

In den folgenden Experimenten habe ich versucht, die, während der Keimung von Weizenkörnern stattfindende Wärme-Entwickelung direkt zu messen.

Der Grundgedanke, worauf diese Bestimmungen begründet waren, war kurz die folgende: mit Wasserdampf gesättigte Luft, von bekannter konstanter Temperatur, wurde mit konstanter Schnelligkeit über keimende Weizenkörner geführt; diese verhielten sich wie eine fortwährende Wärmequelle; die passirende Luft musste also unbedingt in Temperatur steigen.

Mässe man nun den Temperatur-Unterschied der ein- und ausströmenden Luft, und fände weiter gar kein Wärmeaustausch statt, so würde man in diesem theoretisch vorausgesetzten Fälle aus der bekannten Wärme-Kapazität der Luft und der bekannten Durchströmungsschnelligkeit die Menge freigekommener Wärme berechnen können. Ueberdies müszte dabei der Raum, wo sich die Keimpflanzen befänden, mit Wasserdampf gesättigt sein; wäre dies nicht der Fall, so würde während der Keimung Verdampfung stattfinden, und so würde also ein Teil der Wärmemenge der Beobachtung entzogen werden. Obgleich nun dieser Grundgedanke beim Gang der Experimente nicht aus dem Auge verloren ist, so zeigten sich doch allmählig manche Schwierigkeiten in der Ausführung, welche ich nicht im Stande gewesen bin, alle zu beseitigen.

Im Anfang habe ich zur Ausführung dieser Bestimmungen eine Vorrichtung benutzt, die sich aber als ganz

unbrauchbar gezeigt hat; für den Fall jedoch, dass diese Untersuchungen vielleicht noch von andern fortgesetzt werden, will ich die Beschreibung dieser Vorrichtung folgen lassen.

Die Keimpflanzen wurden in ein geräumiges Dewar'sches Gefäss gebracht; dieses Gefäss wurde mit einem dicken hölzernen Deckel geschlossen. Die Wärmequelle befand sich also in einer Umgebung, wo der Wärmeaustausch nur sehr gering war. Dieses Gefäss wurde in einem grossen Wasserbade, mittelst eines sehr empfindlichen Thermoregulators mit grossem Toluolgefässe auf konstanter Temperatur gehalten. Das Dewar'sche Gefäss umgebend befand sich in verschiedenen Windungen ein langes bleiernes Rohr, welches mittelst eines Kautschuk-Schlauches mit einem andern verbunden war; dieses trat durch den Deckel in das Gefäss und streckte sich über dessen ganze Länge aus, um ganz am Boden zu münden. Durch dieses Rohr hindurch hatte die Luft freien Eintritt ins Innere.

Eine zweite Oeffnung im Deckel, mit einem Kautschuk-Schlauche verbunden, gestattete den Austritt der Luft; ein Aspirator unterhielt während der Bestimmungen einen fortwährenden Luftstrom, dessen Schnelligkeit genau regulirt werden konnte.

Die Temperatur der Luft wurde von zwei geaichten Beckmann'schen Thermometern gemessen. Das erste war auf dem Wege aufgestellt, den die Luft nahm und eben da, wo sie im Begriff war, ins Gefäss hinein zu treten. Hier hatte die Luft also die konstante Temperatur des Wassers angenommen. Das zweite Thermometer befand sich im Deckel, an derjenigen Stelle, wo die Luft das Gefäss gerade verlassen wollte.

Der Zweck dieser Vorrichtung ist klar. Nur wenig der von den kiemenden Weizenkörnern abgegebenen Wärme würde im Dewar'schen Gefässe mittelst Ableitung verloren gehen; der grösste Teil würde angewandt werden

um die passirende Luft zu erwärmen; der Temperatur-Unterschied der Luft, vor- und nachdem diese über die keimenden Körner gestrichen war, was mit einer Schnelligkeit von 3 L pro Stunde geschah, wurde von den beiden Thermometern angegeben.

Wie einfach die Ausführung dieser Experimente in der Theorie auch sonst scheinen mag, so unmöglich zeigte es sich in der Praxis, um auf diese Weise zu irgendeinem Resultat zu gelangen. Die Schwierigkeiten zeigten sich schon sofort bei der allereinfachsten Aufstellung. Befände sich nämlich gar keine Wärmequelle im Inneren, so müsste natürlich die Temperatur der ein- und ausströmenden Luft nach einiger Zeit dieselbe sein. Zwar würde dieser Ausgleich immer einige Zeit dauern, denn das Gefäss hatte bei der Aufstellung nie gerade dieselbe Temperatur wie das Wasser, dessen Temperatur konstant war.

Bei der Beobachtung zeigte es sich aber, dass es sehr lange, sicher wohl 12 Stunden dauerte, bevor dieser Zustand erreicht war. Die Ursache war wahrscheinlich hauptsächlich die folgende: der Temperaturunterschied zwischen dem Gefässe und dem umgebenden Wasser sollte durch Austausch mittelst der durchströmenden Luft verschwinden. Erstens war nun die Wärmekapazität der Luft äusserst gering im Vergleich zu derjenigen des Dewar'schen Gefässes, und zweitens vermittelte eine Durchströmungsschnelligkeit von nur 3 L pro Stunde diesen Austausch schon sehr wenig.

Dieselbe Ursache würde zur Folge haben, dass es wahrscheinlich auch sehr lange dauern würde, bevor kleine Steigerungen der Temperatur von der Keimung der Weizenkörner im Gefässe verursacht, vom Thermometer gezeigt wurden.

Während man das Gefäss auf die rechte Temperatur brachte, hätte man immer noch die Strömungsschnelligkeit der Luft vergrössern können, damit der Austausch be-

schleunigt wurde. Während der eigentlichen Wahrnehmung aber würde man die Luft doch gewiss nicht schneller als 3 L pro Stunde durchströmen lassen, weil sonst die von dieser geringen Wärmequelle verursachte Temperaturerhöhung zu klein sein würde, um beobachtet werden zu können.

Wie ich mich auch darum bemüht habe die Aufstellung mit Hülfe allerart Änderungen zu dem erwünschten Zweck brauchbahr zu machen, so ist es mir nicht gelungen zu einem günstigen Resultat zu kommen, und ich glaube denn auch mit Sicherheit behaupten zu können, dass es auf diese Weise unmöglich ist.

Um den Zweck zu erreichen musste also eine andere Vorrichtung gefunden werden. Weil sich als die grösste Schwierigkeit die viel zu grosse Wärmekapazität des Gefässes gezeigt hatte, musste jetzt besonders eine so gering wie mögliche Wärmekapazität angestrebt werden.

Nachdem ich die obigen Schwierigkeiten Herrn Professor Julius vorgelegt hatte, hat dieser die Güte gehabt, sich um eine andere Vorrichtung zu bemühen, um die genannten Beschwerden zu umgehen und hat einen Entwurf zu einer Vorrichtung gemacht, die eine Messung dieser geringen Wärmeentwickelung mittelst Temperaturerhöhung ermöglichen sollte. Der Entwurf wurde vom Mechaniker des Botanischen Instituts Herrn L. Roelink sehr genau ausgeführt.

Diese Vorrichtung zeigte sich als eine grosse Verbesserung; die gewünschten Bestimmungen wurden jetzt wirklich ausführbar, obgleich sich auch hier Komplikationen einstellten, welche ungewünschte Einflüsse auf die Beobachtungen ausübten.

Das Dewar'sche Gefäss der früheren Vorrichtung wurde gegen ein kupfernes Gefäss vertauscht, dessen Wärmekapazität wohl sehr viel geringer war, wodurch aber die vollkommene Isolirung verloren ging.

Bei der jetzt folgenden Beschreibung dieser neuen Vor-

richtung verweise ich auf die beiden Zeichnungen am Schluss. Zeichnung I zeigt das Gefäss im Wasserbade im Durchschnitt; die verschiedenen Teile sind nicht perspektivisch gezeichnet, sodass Zirkel nicht als Ellipsen sondern als Zirkel dargestellt sind. Nur das Wasserbad ist in vertikaler Projektion gezeichnet.

Im kupfernen zylindrischen Gefässe (A) befindet sich ein zweiter abgeschlossener zylindrischer Raum, dessen Seitenwand aus Mika (B) und dessen Boden aus Kupfer (C) besteht; beide sind perforirt, in dem Mika ist die Anzahl der Öffnungen aber geringer als im Boden.

Die Mikawand ist oben in einen kupfernen Ring gefasst, auf welchem zum Abschluss ein gläserner Trichter (D) ruht, dessen Abfuhrrohr bis auf einige Centimeter abgeschnitten ist. Der Trichter ist zur besseren Isolirung oben mit einer dicken Filzschicht (E) gedeckt.

Im Innern des zweiten zylindrischen Raumes befindet sich ein Stativ, auf welchem fünf über einander geschichtete Ebonitscheiben (F) befestigt sind; auf diese wurden die für die Beobachtungen bestimmten Keimpflanzen gelegt. In den Scheiben sind auch wieder Öffnungen in regelmässigen Entfernungen angebracht worden, damit eine vollständige Zirkulation der Luft stattfinden kann.

Beim Entwurf der ganzen Vorrichtung ist also genau darauf geachtet, für den Aufbau Material von geringer Wärmekapazität zu wählen.

Geben wir uns jetzt einmal genau Rechenschaft über den Weg, welchen die Luft zu nehmen hatte. Bevor sie in das Wasserbad eintrat, hatte sie zwei Waschflaschen und ein U-Rohr zu passiren. In der ersten Flasche befand sich konzentrirte Kalilauge und im U-Rohr ausgeglühter Bimsstein, ebenfalls von Kalilauge durchzogen; hier wurde die Luft also von Kohlensäure befreit (dies hat aber nur Zweck, wenn bei der Beobachtung auch zu gleicher Zeit das Volumen ausgeatmeter Kohlensäure bestimmt wird).

In der zweiten Waschflasche befand sich konzentrirte Schwefelsäure um die möglichen Verunreinigungen der Luft, wie NH_3 u. s. w. zu absorbiren.

Von dieser letzten Flasche führte ein Kautschukschlauch ins Wasserbad hinein; dieser Schlauch kommunizirte mit einem kupfernen Rohre, dessen unteres Ende von zahlreichen kleinen Öffnungen durchlöchert war. Dieses Ende befand sich in einem geräumigen Glasrohre (R), das mit Wasser bis grade über die Öffnungen angefüllt war. Die Luft hatte also, bevor sie ihren Weg weiter verfolgen konnte, immer eine kleinere oder grössere Wasserschicht zu durchziehen; hier wurde sie also mit Wasserdampf bei der Temperatur des Wasserbades gesättigt. Dann verfolgte die Luft ihren Weg durch das Bleirohr (G), welches sich in verschiedenen Windungen um das kupferne Gefäss herum befand. Dieses Rohr führte schliesslich in ein T-stück; von hierab teilte sich also der Weg, den die Luft zu nehmen hatte; die beiden Öffnungen H und J gestatteten den Eintritt ins Gefäss. Durch die Öffnungen im kupfernen Boden, oder in der Mikawand, konnte die Luft in den zweiten Raum hineinströmen, wo sich die Keimpflanzen befanden.

Oben in der Öffnung des Trichters war ein Glasrohr eingeschliffen, welches mittelst eines Kautschukschlauches mit dem Aspirator verbunden war.

Als Aspirator diente ein mit Wasser gefüllter Gasbehälter (22 L); unten konnte das Wasser mit einer mittelst eines Zapfens regulirbaren Schnelligkeit abfliessen. Auf diese Weise war also auch die Durchströmungsschnelligkeit der Luft zu reguliren; diese wurde für die Beobachtungen auf 3 L pro Stunde gestellt.

Der Aspirator wurde jede Stunde angefüllt; die Niveau-Änderung war also sehr gering und man konnte ruhig annehmen, dass während dieser Zeit die Strömungsschnelligkeit fast konstant war. Auf diese Weise wurde also ein regelmässiger Luftstrom durch das Gefäss unterhalten.

Die Luft, in das Gefäss mit Keimpflanzen eintretend, musste also eine konstante Temperatur haben; diese hatte sie auf dem langen Wege durch das gewundene, ganz vom Wasser umspülte Bleirohr annehmen können. Um dies zu erreichen war es nötig die Temperatur des Wassers so viel wie möglich konstant zu erhalten, was mittelst eines Thermoregulators mit grossem Toluolgefässe geschah.

Zwei Rührer (S) besorgten, dass die Temperatur im Wasserbade überall gleich war; diese Rührer streckten sich von oben bis unten im Wasser aus, und waren der ganzen Länge nach mit zwei Reihen gebogener Schuppen besetzt. Sie wurden vermittelst eines Elektromotors in Bewegung gesetzt.

Der Temperaturunterschied der ein- und ausströmenden Luft wurde mit Thermonadeln (Kupfer-Konstantan) gemessen. Die erste Nadel (L) befand sich auf dem Wege der einströmenden Luft, wo diese also die konstante Temperatur des Wassers hatte; die zweite (K) war oben in der Öffnung des Trichters angebracht, also da, wo die Luft gerade im Begriff war das Gefäss zu verlassen, nachdem sie über die keimenden Weizenkörner hingestrichen war. Um diese Nadel herum war in der Öffnung des Trichters eine dicke Schicht feiner Kupfergaze (P) befestigt; die gewärmte, entlang-streichende Luft kam hier direkt mit einer grossen und gut-leitenden Oberfläche in Kontakt, die leichter die Temperatur derselben annahm und auf die Thermonadel übertrug, als wenn diese letztere selbst von der passirenden Luft auf diese Temperatur hätte gebracht werden müssen.

Der schwache elektrische Strom, der durch diesen Temperaturunterschied der Nadel entstand, wurde durch ein äusserst empfindliches Spiegelgalvanometer von Siemens und Halske geleitet. Ein Lichtbildchen wurde mittelst eines Nernstlämpchens via den Spiegel auf die verteilte Skala geworfen. Je kräftiger also der elektrische Strom war,

der durch das Galvanometer ging, desto grösser war der Ausschlag des Spiegels und folglich des Bildchens auf der Skala.

Zuerst musste nun bestimmt werden, wie gross dieser Ausschlag für einen bestimmten Temperaturunterschied war.

Dazu wurde die Thermonadel L in ein Wasserbad von konstanter Temperatur gestellt, während die andere Nadel K sich in einem Dewar'schen Gefässe befand, welches mit Wasser von einer etwas höheren Temperatur als die der Umgebung angefüllt war. Ein Wattepfropf schloss die Öffnung des Gefässes ab, und vermittelte eine bessere Isolirung.

Das Wasser im Gefässe kühlte also sehr langsam ab, und dadurch wurde der Temperaturunterschied mit dem Wasser, worin sich L befand, allmählig grösser. Zwei zuvor geaichte Beckmann'sche Thermometer dienten dazu, diesen Temperaturunterschied zu messen und ermöglichten den Unterschied bis auf $^1/_{1000}{}^\circ$ genau abzulesen. Jedes Thermometer befand sich in unmittelbarer Nähe einer Thermonadel. Es wurde festgestellt, wie gross der Ausschlag des Spiegelbildchens bei einem bestimmten Temperaturunterschiede war, und hiernach wurde der Ausschlag für den Unterschied von einem Grade berechnet.

Wenn man diese Bestimmungen für verschiedene Temperaturintervalle häufig wiederholt, so hat man, was diese Ausschlagseinheit anbelangt, genügende Sicherheit.

Schliesslich soll noch bemerkt werden, dass überall wo von einem Ausschlag des Lichtbildchens die Rede ist, immer der doppelte Ausschlag gemeint ist, denn bei den Ablesungen wurde stets die Richtung des Stromes mittelst eines Kommutators umgekehrt, und die Entfernung der beiden äussersten Stellungen des Lichtbildchens aufgenommen.

Es zeigte sich, dass ein Temperaturunterschied von 1° mit einem (doppelten) Ausschlag von 24.8 cM. auf der Skala übereinstimmte. Für 0.01° war dieser also 2,5 mM.,

sodass ein Temperaturunterschied von 0.005° auf diese Weise noch zu messen war.

Weiter wurde auch bestimmt, wie gross der Ausschlag war, wenn ein Strom von bekannter Kraft durch den Galvanometer gesandt wurde. War diese Stromstärke 10^{-6} Ampère, so zeigte das Bildchen einen Ausschlag von 35.8 cM. während die Entfernung des Galvanometers von der Skala 208 cM. war.

Ein Temperaturunterschied von einem Grade verursachte also einen Strom von $\frac{24.8}{35.8} \cdot 10^{-6}$ Ampère, was wohl gelten kann als ein Beweis für die grosse Empfindlichkeit dieser Vorrichtung.

Die Thermonadeln wurden also in der oben beschriebenen Weise im Gefässe angebracht, um den Temperaturunterschied zu messen, der von einer sich im Innern befindenden Wärmequelle verursacht worden war.

Man hat sich nun zuerst die Frage zu stellen, welcher Zusammenhang diese Wärmequelle und die von ihr verursachte Temperatursteigerung theoretisch hat.

Erstens gestattet die geringe Wärmekapazität der Bestandteile der ganzen Vorrichtung (Ebonit, Kupfer, Mika) einen schnellen Austausch von Wärme mit der Umgebung, und das Gefäss gelangt bald in einen stationären Zustand. Teils wird die frei gewordene Wärme die Temperatur der passirenden Luft steigern; teils wird sie aber auch an das umgebende Wasser abgegeben werden. Diese beiden Mengen Wärme zu berechnen würde sehr komplizirt, wenn nicht gar ganz unmöglich sein.

Es lag also auf der Hand durch Aichung zu bestimmen, wie gross der Ausschlag des Lichtbildchens sei, wenn eine Wärmequelle von bekannter Grösse sich im Gefässe befand.

Zur Bestimmung wurde ein langer, dünner Manganin-Draht, dessen Widerstand bekannt war, über eine mög-

lichst grosse Ausdehnung im Innern des Gefässes gewunden. (Dieser Draht ist in der Zeichnung als eine weisse Linie auf dem schwarzen Grunde der Ebonitscheiben angegeben).

Mittelst eines gröberen, angelöteten Kupferdrahtes wurde metallischer Kontakt mit den beiden kupfernen Stäben M. und N., die sich an der Aussenseite der Mikawand ausdehnten, gemacht. Der Kupferstab M. war ganz isolirt aufgestellt.

Beide Stäbe traten durch einen Kautschuk-Pfropf durch den Deckel hindurch, und ragten über das Wasser des Kalorimeters hinaus.

Wurden die beiden Enden mit den beiden Polen eines Akkumulators verbunden, so durchströmte den Manganin-Draht ein elektrischer Strom. Die Stärke desselben wurde mit einem Milliampèremeter gemessen.

Erhielt man abwechselend den Strom von 1, 2 und 3 Akkumulatoren so konnte man beliebig drei verschiedene Wärmequellen in das Gefäss einführen.

Die Wärme-Entwickelung im Stromleiter ist $0.24\ i^2r$ pro Sek. also $3600 \times$ soviel pro Stunde.

i wurde vom Milliampèremeter angegeben.

r ist der Widerstand des Manganin-Drahts welcher sich bei der Bestimmung als 59.2 Ohm ergab.

Ausser mit den drei Stromstärken, bezogen von 1, 2 und 3 Akkumulatoren, wurde auch geaicht mit einer vierten Stromstärke, von 3 Akkumulatoren geliefert, mit Anwendung eines extra Widerstandes im äusseren Kreise.

In der folgenden Tabelle sind die Werte dieser vier Stromstärken und die von diesen im Manganin-Drahte verursachten Wärme-Entwickelung zusammengefasst. $r =$ 59.2 Ohm.

In A, B und D verhält die Stromstärke sich wie 1 : 2 : 3, also die von ihr verursachte Wärme-Entwickelung wie 1 : 4 : 9.

Stromstärke.	Wärme-Entwickelung im Manganin-Drahte pro Stunde.
A = 0.032 Ampère	$0.24 \cdot 0.032^2 \cdot 59{,}2 \cdot 3600 = 52.38$ Kal.
B = 0.064 „	$0.24 \cdot 0.064^2 \cdot 59.2 \cdot 3600 = 209.50$ „
C = 0.084 „	$0.24 \cdot 0.084^2 \cdot 59.2 \cdot 3600 = 360.90$ „
D = 0.096 „	$0{,}24 \cdot 0.096^2 \cdot 59.2 \cdot 3600 = 471.38$ „

Bei der Aichung dienten vier Streifen durchtränkten Filtrirpapiers dazu um im Innern des Gefässes eine Sättigung mit Wasserdampf zu erzeugen, damit die Bedingungen soviel wie möglich mit denen vergleichbar wurden, unter welchen die definitiven Bestimmungen stattfanden. Darauf wurde das Gefäss in das Wasserbad gestellt, dessen Temperatur mittelst Regulators und Mikrobrenners konstant gehalten wurde.

Die Luft wurde mit einer Schnelligkeit von 3 L. pro Stunde durchgeführt und die kupfernen Stäbe M. und N. mit den beiden Polen des Akkumulators verbunden. Ursprünglich war die Temperatur im Gefässe niedriger als die des umgebenden Wassers; die durchströmende, konstant-temperirte Luft und die im Manganin-Drahte entwickelte Wärme würden diesen Temperatur-Unterschied vermindern, bis dieser endlich null wäre, dann aber würde die ausströmende Luft anfangen eine höhere Temperatur als die einströmende zu zeigen, als Folge der Wärmequelle im Gefässe. Dieser Unterschied würde sich so lange steigern, bis ein Maximum erreicht wäre. Grösser würde, bei der gegebenen Durchströmungsschnelligkeit der Luft, der von dieser bestimmten Wärmequelle verursachte Unterschied nicht werden.

Es nahm ziemlich viel Zeit in Anspruch (3 bis 4 Stunden) bevor dieser Maximum-Ausschlag erreicht war; dazu muss bemerkt werden, dass kleine Temperatur-Unterschiede des umgebenden Wassers (diese betrugen normal nicht

mehr als 0.02°) die, an allen Seiten vom Wasser umgebene, Nadel L. stärker beeinflussten als K, die sich im Innern des Gefässes befand. Diese Thatsache und andere kleine Unregelmässigkeiten, die anscheinend die Beobachtung gewissermassen beeinflussten, hatten zur Folge, dass der Ausschlag nicht eine vollkommene Proportionalität mit der Grösse der Wärmequelle zeigte, jedenfalls aber eine gewisse Annäherung.

Aus den gefundenen Werten glaube ich schliessen zu dürfen, dass ein deutlich zu beobachtender Zusammenhang zwischen der Wärme-Entwickelung im Gefässe und dem Ausschlage des Lichtbildchens bestand.

Temperatur des umgebenden Wassers	Ausschlag des Lichtbildchens auf der Skala			
	Wenn 52 Kal. —	209 Kal. —	361 Kal. —	471 Kal. pro Stunde frei werden
20°	3.65 cM.	17.21 cM.		40.38 cM.
30°	4.40 „	16.56 „		40.88 „
	4.22 „			
40°			31.22 cM.	

Bei 20° und 30° verhielten die Wärmequellen sich also wie 1 : 4 : 9 und diese Beziehung bestand, wie man aus obenstehender Tabelle ersieht, auch zwischen den von dieser Wärmequelle verursachten Ausschlägen des Lichtbildchens. Wenn man bedenkt, dass die unumgänglichen Fehler die grössten Ausschläge verhältnissmässig am wenigsten beeinflüssen, so wird man als Ausgangspunkt am besten den Ausschlag 40.88 cM. für 471 Kal. annehmen. Dieser Wert für 52 — 209 und 361 Kal. umgerechnet gibt als korrespondirende Ausschläge $^1/_9 \times 40.88 = 4.54$, $^4/_9 \times 40.88 = 18.18$, und $\frac{361}{471} \times 40.88 = 31.33$.

Bei einer Vergleichung dieser berechneten Werte mit den in der Tabelle angegebenen bemerkt man eine gewisse Übereinstimmung, obgleich die Abweichungen bei den zwei geringeren Wärmequellen verhältnissmässig sehr gross sind. Hier muss, im Hinblick auf später erhaltene Resultate, insbesondere darauf hingewiesen werden, dass wenn sich keine Wärmequelle im Gefässe befand, der Ausschlag stets null war, oder jedenfalls nicht mehr als 0.2 cM. davon abwich.

Diese Aichungen liessen also darauf schliessen: 1. dass der Maximum-Ausschlag des Lichtbildchens, oder mit andern Worten der Temperaturunterschied der ein- und ausströmenden Luft, ungefähr proportionell mit der sich im Gefässe befindenden Wärmequelle war, 2. dass diese Proportionalität wenigstens für die Temperaturen 20° — 30° — 40° galt, 3. dass die absolute Grösse des Ausschlages in keiner Beziehung zu dieser Temperatur stand, 4. dass ein Ausschlag des Lichtbildchens von 1 cM. $\frac{471}{40.88}$ = ungefähr *11.5 Kal. pro Stunde* frei gewordener Wärme angab.

Nach dieser Aichung konnte man also umgekehrt durch Ablesung des Ausschlags die Grösse der Wärmequellen im Gefässe berechnen. Als eine solche unbekannte Wärmequelle wurden die keimenden Weizenkörner aufgefasst.

Die Bestimmungen wurden stets mit 500 Keimpflanzen ausgeführt, deren Anfangsgewicht immer vor der Keimung bestimmt war, wie das ja auch bei den Bestimmungen der Verbrennungswärme der Fall gewesen war.

Die Auskünfte wurden wiederum durch 2 ungünstige Umstände beeinflusst. Erstens durch die schon besprochenen Temperaturschwankungen während der Keimung und zweitens durch die Unregelmässigkeit der Keimung selbst. Es wurden immer gesunde Weizenkörner von ungefähr gleicher Grösse für die Bestimmungen gewählt; von diesen

blieben aber immer einige durch individuelle Ursachen in Wachstum zurück, während einzelne auch gar nicht keimten. Im Allgemeinen fand jedoch die Keimung sehr regelmässig statt und die Anzahl der im Wachstum zurückgebliebenen Körner war verhältnissmässig sehr gering. Weil aber das Anfangsgewicht unbedingt für die Berechnungen bekannt sein musste, und dies natürlich nicht mehr der Fall gewesen wäre wenn einige Keimpflanzen entfernt und aus einer andern Kultur ersetzt worden wären, so war ich wohl gezwungen alle 500 Pflanzen, ob gut gekeimt oder nicht, zu benutzen.

Diese beiden Fehlerquellen vergrösserten also noch die Anzahl derer, welche diese Methode zur Bestimmung der Wärme-Entwickelung ohnehin schon mit sich brachte.

Es muss jetzt noch auf eine eigentümliche Komplikation, die sich beim Gange der Beobachtungen zeigte, hingewiesen werden. Es zeigte sich nämlich im Laufe der Untersuchung, das der Ausschlag des Lichtbildchens bei Gegenwart lebender Keimpflanzen im Gefässe nicht ausschliesslich als Mass für die Wärme-Entwickelung bei der Keimung anzusehen war.

Dies wurde dann klar, als zur Kontrole gekeimte Körner, die aber zuvor im Trockenofen bei 100° C abgetötet waren, ins Gefäss gebracht wurden. Die Keimung und die damit verbundene Wärme-Entwickelung fanden in diesem Falle nicht statt. Weil sich also jetzt keine Wärmequelle im Gefässe befand, würde man erwartet haben, dass die Nadel nach einiger Zeit dieselbe Temperatur annehmen und das Lichtbildchen sich auf Null stellen wurde.

Dieses war aber nie der Fall. Immer wurde die Nullstellung vom Lichtbildchen überschritten und zwar so, dass der Ausschlag immer eine höhere Temperatur für die obere Nadel angab.

Die Luft war also offenbar auf ihrem Wege durch das Gefäss hindurch auf die eine oder andere Weise dennoch

in Temperatur gestiegen. Wo sich in diesem Falle die Wärmequelle befand, war nicht klar; die, für die Beobachtung bestimmten abgetöteten Keimpflanzen waren immer ganz imbibirt und der Zimmertemperatur gleich ehe sie in das Gefäss eingeführt wurden.

Bei diesen mehrfach wiederholten Beobachtungen zeigte sich auf der geteilten Skala immer ein Ausschlag des Lichtbildchens, der eine Durchschnitts-Grösse von ungefähr 8 cM. hatte, aber noch ziemlich grosse Schwankungen zeigen konnte.

Wurde diese Beobachtung bei einer Temperatur des umgebenden Wassers und ebenfalls der einströmenden Luft von 25° C oder 35° C ausgeführt, so hatte diese Temperatur keinen merkbaren Einfluss auf die Grösse des Ausschlags; der in diesen beiden Fällen entstandene Temperaturunterschied war gleich gross, mit andern Worten, der Ausschlag war in beiden Fällen ungefähr 8 cM.

Nicht ausgeschlossen war aber, dass die getöteten Keimpflanzen trotzdem doch vielleicht noch einige Wärme als Folge einer fortschreitenden Enzymwirkung entwickelten. Zur Kontrole wurde deswegen das Gefäss jetzt mit einer Masse imbibirten Filtrirpapiers angefüllt. Eine direkte Wärme-Entwickelung vom Filtrirpapier war hier ausgeschlossen. Wurde jetzt aber die Luft durchgeführt und mit den Ablesungen so lange gewartet bis das Innere des Gefässes dieselbe Temperatur als die des umgebenden Wassers angenommen hatte, so wurde nachher ausnahmslos die Nullstellung überschritten und ein Maximum-Ausschlag erreicht, der mit demjenigen übereinstimmte, der bei Anwesenheit abgetöteter Pflanzen im Gefässe auftrat.

Hier konnte von einer direkten Wärme-Entwickelung durch die angewandten Stoffe nicht die Rede sein und es galt also, eine andere Ursache der Temperatursteigerung zu suchen. Wie schon gesagt ist, war von diesen Unregelmässigkeiten bei den Aichungen nichts zu

bemerken gewesen; ohne Wärmequelle im Innern war hier auch wirklich die Nullstellung konstatirt worden. Der Unterschied der Bedingungen damals und jetzt bestand wohl hauptsächlich darin, dass während der Beobachtungen mit abgetöteten Pflanzen oder nassem Filtrirpapier der Raum im Innern grösstenteils mit einer vollkommen imbibirten Masse angefüllt war.

Als die wahrscheinliche Ursache dieser Temperatursteigerung der ausströmenden Luft glaube ich eine Kondensation von Wasserdampf ansehen zu müssen, welche in der einen oder andern Weise notwendig war; die bei der Kondensation freigewordene Wärme hätte eine Temperatursteigerung verursachen können.

Wie ich auch versucht habe diese Fehlerquelle zu eliminiren, es ist mir leider nicht gelungen. Wohl zeigte sich bei den verschiedenen Versuchen die Kupfergaze, welche im Trichter die oberste Nadel umgab, von grossem Einfluss auf diese Unregelmässigkeit; denn wurde die Gaze fortgelassen, so währte es viel länger ehe die Nadel die Temperatur angenommen hatte und ein Maximum-Ausschlag erreicht war. Zugleich war aber dieser Maximum-Ausschlag bedeutend geringer (in diesem Falle nicht mehr als ungefähr 3 cM.). Die Kupfergaze war sehr dicht auf einander geschichtet worden, die Poren waren also sehr eng, sodass vielleicht hier eine günstige Bedingung zur Kondensation des Wasserdampfes geboten war.

Auch bei ähnlichen Versuchen mit einer viel einfacheren Aufstellung (das kupferne Gefäss wurde gegen ein einfaches Glasrohr vertauscht) zeigte sich ein gewisser, wenn auch jetzt viel geringerer Temperaturunterschied, sobald Luft über die imbibirten Stoffe geführt wurde.

Ob vielleicht eine physikalische Ursache festgestellt werden kann, die erklärt, dass ein Temperaturunterschied unbedingt entstehen muss, wenn Luft durch einen von Wasserdampf gesättigten Raum geführt wird, ist eine

offene Frage, auf die ich keine Antwort gefunden habe. Deshalb war es auch unmöglich diese unerklärte Fehlerquelle zu eliminiren. Mir blieb also nichts übrig, als diese ausschliesslich physikalische Frage ruhen zu lassen, und eine Korrektion in den Berechnungen an zu bringen, welche sich experimentell als nötig erwiesen hatte, theoretisch aber unaufgeklärt bleiben musste.

Da es sich also gezeigt hatte, dass die Anwesenheit feuchter Substanzen im Gefässe einen Temperaturunterschied verursachte, so musste wohl angenommen werden, dass dieses bei Anwesenheit feuchter, lebender Keimpflanzen auch der Fall sei. Der Ausschlag, der sich in diesem Falle zeigte, war also zum Teil obiger Ursache zuzuschreiben, zum Teil aber der Wärme-Entwickelung, welche tatsächlich bei der Keimung stattfand.

Hat man also die Grösse des Ausschlags bei Anwesenheit abgetöteter Keimpflanzen im Gefässe festgestellt, so hat man diese von demjenigen abzuziehen, welcher wenn sich lebende Pflanzen im Innern befinden, gefunden wurde. Der Rest des Ausschlags kann als Mass der Menge bei der Keimung entwickelter Wärme aufgefasst werden.

Als anzubringende Korrektion wurde der Durchschnitt einer Anzahl Ausschläge genommen, die bei verschiedenen Beobachtungen gefunden worden waren, bei denen sich abgetötete ganz imbibirte Keimpflanzen im Gefässe befanden. Die Grösse dieses Ausschlags wechselte aber verhältnissmässig stark, woran ich nichts ändern konnte, weil die Ursache unbekannt geblieben. Wäre dieser Ausschlag konstant gewesen, so wäre das für die Berechnung der Keimungswärme gewiss auch viel günstiger gewesen. Die verhältnissmässig grossen Schwankungen dieser obengenannten Ausschläge übten einen starken Einfluss auf den die Keimungswärme angebenden Ausschlag aus. Diese Zahlen zeigen somit auch verhältnissmässig grosse Unregelmässigkeiten.

Bei Anwesenheit 500 abgetöteter Keimpflanzen (4 bis 5 Tage alt) wurden als Maximum-Ausschläge abgelesen 9.08, — 6.92, — 10.44, — 6.55, — 9.90.

Der Durchschnitt dieser fünf Zahlen, *8.58*, war also die anzubringende Korrektion.

Fragt man sich, wie gross diese unbekannte Wärmequelle war, so findet man $8.58 \times 11.5 = 99$ Kal. pro Stunde.

Die von dieser Wärme verursachte Temperatursteigerung war $\frac{8.58}{24.8} = 0.35°$. (Ein Temperaturunterschied von 1° wurde auf der Skala mit 24.8 cM. angegeben).

Ich lasse hier die vollständige Beschreibung einiger Beobachtungen folgen, um zu zeigen wie die Berechnung ausgeführt wurde.

1. Das Anfangsgewicht der 500 für die Beobachtung bestimmten Weizenkörner war 22.7343 Gr.

Nach dreitägiger Keimung wurden dieselben ins Gefäss gebracht, während die konstante Temperatur des umgebenden Wassers 29.88° C. war.

Pro Stunde wurde 3 L. Luft durchgeführt.

Um 2 Uhr 35 Min. wurde mit der Ablesung der Ausschläge angefangen.

Zeit der Beobachtung.	Grösse des doppelten Ausschlags.
2 Uhr 35 Min.	20.24 cM.
2.45	20.28 „
2.50	20.40 „
2.55	20.50 „
3.05	20.76 „
3.15	21.00 „
3.20	21.06 „
3.25	21.06 „
3.30	21.03 „

Maximum-Ausschlag 21.06 cM.

Der Wärme-Entwickelung während der Keimung ist hiervon zuzuschreiben 21.06 — 8.58 = 12.48 cM.

Dies gibt 12.48 × 11.5 = 143.52 Kal. pro Stunde frei werdend.

Das Anfangsgewicht dieser Körner war 21.7343 Gr.

Die Anzahl Kalorien bei 30° am 4en Keimungstage pro Stunde frei werdend pro KG. Anfangsgewicht berechnet, die diese Beobachtung ergab, war:

$$\frac{1000}{22.7343} \times 143.52 = \textit{6313 Kal.}$$

2. Das Anfangsgewicht von 500 Körnern war 21.7247 Gr.

Nach fünftägiger Keimung wurden dieselben zur Beobachtung benutzt. Die konstante Temperatur des Wassers war 25.12°, die Strömungsschnelligkeit der Luft 3 L. pro Stunde.

Mit den Ablesungen wurde um 1 Uhr 35 Min. angefangen.

Zeit der Beobachtung.	Grösse des doppelten Ausschlags.
1 Uhr 35 Min.	5.48 cM.
1.45	7.60 „
1.55	8.96 „
2.05	10.10 „
2.35	12.98 „
2.45	13.72 „
2.55	14.04 „
3.05	14.84 „
3.15	15.25 „
3.25	15.68 „

Zeit der Beobachtung.	Grösse des doppelten Ausschlags.
3 Uhr 35 Min.	16.07 cM.
3.45	16.22 „
3.55	16.54 „
4.00	16.65 „
4.10	16.63 „
4.15	16.78 „
4.20	16.68 „

Maximum-Ausschlag 16.78 cM.

Hiervon war der Keimungswärme zuzuschreiben 16.78 — 8.58 = 8.20 cM.

Dies gibt $8.20 \times 11.5 = 94.30$ Kal. pro Stunde frei werdend für ein Anfangsgewicht von 21.7247 Gr.

Die Anzahl Kalorien bei 25° C. am 6en Keimungstage pro Stunde frei werdend pro KG. Anfangsgewicht berechnet war, dieser Beobachtung gemäss:

$$\frac{1000}{21.7247} \times 94.30 = \textit{4341 Kal.}$$

Nachdem also oben gezeigt ist, wie die Berechnungen ausgeführt wurden, glaube ich, dass es genügen wird bei den übrigen Beobachtungen nur die in einer Tabelle zusammengefassten Resultate zu erwähnen.

Fragt man sich, was man aus nachstehender Tabelle schliessen kann, so zeigt sich erstens, dass die Wärme-Entwickelung während der ersten Keimungsstadien (2en und 3en Tag) weit hinter den späteren Stadien zurück blieb.

Zwischen dem 3en und 4en Tage ist eine plötzliche starke Zunahme der Wärme-Entwickelung zu konstatiren. Wahrscheinlich nahm diese während der folgenden Tage auch noch langsam zu.

Die letzte Zunahme war aber jedenfalls nicht gross und

Temperatur der Umgebung.	Anzahl Kalorien pro Stunde abgegeben, berechnet pro KG. Anfangsgewicht am					
	2en	3en	4en	5en	6en	7en Keimungstage
20°		710.	2143.	2790.		2869.
25°	363.	540.	2938.	2977. 3455.	4341.	
30°			4999. 6313.	6790.		
35°		752.		7326.	7575.	
40°				5689.	6847.	

weil die Unterschiede der Wärme-Entwickelung vom 4en bis zum 7en Tage verhältnissmässig gering waren, so schien es berechtigt einen Durchschnittswert für diese Keimungs-Periode zu berechnen.

Temperatur der Umgebung	Anzahl Kalorien pro Stunde abgegeben, berechnet pro KG. Anfangsgewicht am				
	4en	5en	6en	7en Keimungstage	Durschnittswert
20°	2143.	2790.		2869.	*2601.*
25°	2938.	2977. 3455.	4341.		*3428.*
30°	4999. 6313.	6790.			*6034.*
35°		7326.	7575.		*7450.*
40°		5689.	6847.		*6268.*

In dieser Tabelle zeigt sich ein starker Einfluss der Temperatur auf die Wärme-Entwickelung. Mit einer Steigerung von 10° nahm die Menge entwickelter Wärme mehr als 2 mal an Grösse zu. Bei 40° aber hatte die Wärme-Entwickelung abgenommen, ein Beweis des schädlichen Einflusses dieser Temperatur. Dieser schädliche Einfluss zeigte sich auch in der Tatsache, dass, wenn man mit den Ablesungen bei 40° fortfuhr, nachdem ein Maximum Ausschlag erreicht war, dieser nach einigen Stunden allmählig ein wenig abgenommen hatte. Um ungefähr 4 Uhr nachmittags am 5en Keimungstag war die berechnete Wärme-Entwickelung pro KG. Anfangsgewicht 5689 Kal., während sie um ungefähr 10 Uhr Abends bei derselben Beobachtung bis auf 5043 Kal. pro Stunde gefallen war.

Wurde die Beobachtung bei 30° auch so lange fortgesetzt, so blieb der Maximum-Ausschlag Stunden lang beinahe konstant, es war also eine merkliche Änderung der Wärme-Entwickelung nicht zu konstatiren.

Ein Einfluss der Temperatur auf die Keimungswärme am 2en und 3en Tage war nicht zu konstatiren. Weil diese Werte so gering waren, wurde der Einfluss der verschiedenen Fehlerquellen verhältnissmässig um so grösser; ein eventueller Einfluss der Temperatur war hier also nicht mehr fest zu stellen. Eben darum habe ich für diese jüngsten Stadien auch nur wenige Bestimmungen ausgeführt.

Schliesslich sollte die Anzahl Kalorien, die als Wärme pro Stunde pro KG. Anfangsgewicht an die Umgebung abgegeben wurde, mit dem Energieverlust verglichen werden, auf den aus der Verbrennungswärme geschlossen wurde.

Dieser Vergleich war nur für eine Temperatur von 20° C. zu machen, weil die Keimung immer bei dieser Temperatur stattgefunden hatte, somit hatte die Verbrennungswärme auch nur Beziehung auf die Prozesse bei dieser Temperatur.

Keimung bei 20° C.	Energieverlust pro Stunde pro KG. Anfangsgewicht	
	als Wärme-Abgabe	berechnet mittelst der Verbrennungswärme.
Am 2. Tage		83 Kal. [1])
„ 3. „	710 Kal.	1417 „
„ 4. „	2143 „	2250 „
„ 5. „	2790 „	3833 „
„ 6. „		4000 „
„ 7. „	2869 „	7500 „

Die totale Menge der, bei der Keimung freigewordenen, chemischen Energie übertraf also immer die als Wärme an die Umgebung übertragene Energiemenge. Ein Teil dieser bei der Keimung freigewordenen Energie war also offenbar zu andern Zwecken (Osmose etc.) angewandt, also nicht ausschliesslich zur Wärmeabgabe.

Nur für den zweiten Tag war dies fraglich; die Wärme-Entwickelung an diesem Tage war nicht festgestellt worden. Der vermittelst der Verbrennungswärme berechnete Energieverlust war aber in diesem Stadium so gering, dass die Wärme-Entwickelung in diesem Augenblick möglicherweise die erstgenannte Energiemenge übertraf.

Wenn es sich bei späteren Untersuchungen vielleicht zeigen würde, dass dies wirklich der Fall wäre, so würde die Erklärung auch auf der Hand liegen. Im Anfang der Keimung wird nämlich hauptsächlich Imbibition stattfinden; die Wärme-Entwickelung braucht hier also auch nicht unbedingt mit chemischen Umsetzungen verbunden zu sein.

Die grosse, mit Hülfe der Verbrennungswärme berechnete Zunahme des Energieverlusts am 6. und 7. Tage trat bei der Wärme-Entwickelung nicht zu Tage.

[1]) Siehe Seite 381.

Freigewordene Energie, aus der Menge ausgeatmeter Kohlensäure berechnet.

Will man die Bildungswärme der ausgeatmeten Kohlensäure berechnen, so hat man erstens zu bedenken, durch die Oxydation welcher Grundstoffe diese entstanden sein kann. In keimenden Weizenkörnern ist wahrscheinlich hauptsächlich Stärke das Atmungsmaterial gewesen.

Die Verbrennungswärme von 1 Gr. Stärke ist 4182.5 Kal.

Bei der Verbrennung von Stärke entsteht aus 162 Gr. Stärke 264 Gr. Kohlensäure. Die Bildungswärme von 1 Gr. Kohlensäure aus Stärke ist $\frac{162}{264} \times 4182.5 = 2565$ Kal. und von 1 mGr. CO_2 2.56 Kal.

Zieht man es vor Glukose als Ausgangspunkt für den Atmungsprozess zu wählen, was in spätern Keimungsstadien auch gewiss richtiger ist, so macht das in den Berechnungen nur einen sehr kleinen Unterschied.

180 Gr. Glukose liefert bei der Verbrennung 264 Gr. CO_2, während ihre Verbrennungswärme 3742.6 Kal. pro Gr. ist.

Die Bildungswärme von 1 Gr. CO_2 aus Glukose ist also $\frac{180}{264} \times 3742.6 = 2552$ Kal. oder 2,55 Kal. pro mGr. CO_2, während sie aus Stärke 2.56 ist. Für die Resultate hat diese Korrektion also in der Praxis keine Bedeutung.

Nun musste man also noch Angaben in Bezug auf der Atmung keimender Weizenkörner bei verschiedenen Temperaturen und verschiedener Keimungsdauer zur Verfügung haben.

Ich bedaure es sehr, dass ich nicht bei jedem Experiment

auch die Menge ausgeatmeter Kohlensäure gemessen habe; dies wäre bei der benutzten Installation leicht ausführbar gewesen, was zweifellos ein grosser Vorteil dieser Methode ist. Dazu hätten zwischen dem Gefässe und dem Aspirator zwei Pettenkofersche Röhre mit $Ba(OH)_2$ befestigt werden müssen; man hätte dann jede Stunde den, am Gewicht der abgegebenen Kohlensäure berechneten, kalorischen Effekt direkt mit der, von den selben Weizenkörnern abgegebenen, Menge Wärme vergleichen können. Dies ist leider nicht geschehen, und ich war genötigt die Angaben anderer Forscher zu benutzen.

Die Vergleiche waren jedoch sehr schwer auszuführen, da die Bedingungen bei der Keimung und bei den Beobachtungen anderer Forscher bedeutend von denjenigen abwichen, welche ich bei meinen Beobachtungen benutzt hatte. Darum ist es auch nur mit grosser Reserve, dass ich folgende Vergleiche ziehe.

Es war ratsam, betreff der Atmung von Keimpflanzen an erster Stelle die Untersuchungen Kuyper's: „Über den Einfluss der Temperatur auf die Atmung der höheren Pflanzen" zu benutzen. (Recueil des Travaux Botaniques Néerlandais. Vol. VII 1910.)

Auf Seite 232—234 findet man hier eine Tabelle über den Verlauf der Atmung von keimendem Weizen in einer Temperatur zwischen 0° und 50°. Aus zwei Gründen lieferten diese Angaben jedoch ungenügendes Vergleichsmaterial für meine Experimente, so genau und vollständig sie sonst auch sein mögen.

Erstens beziehen sich Kuyper's Beobachtungen über die Atmung nur auf ein bestimmtes Keimungsstadium (die Weizenkörner wurden 1 Tag in Wasser geweicht und keimten nachher 3 Tage auf Sägemehl bei ungefähr 20). Wie sich nun aus den obigen Beobachtungen der Verbrennungswärme und Wärme-Entwickelung ergeben hatte, hingen die energetischen Prozesse eng mit der

Keimungsdauer zusammen. Der Vergleich mit einem einzigen Stadium war somit sehr unvollständig.

Die zweite Schwierigkeit war die, dass die Atmungsintensität für ein Gewicht von 50 Gr. *Keimpflanzen* angegeben worden ist. Diese wurden nur beim Anfang der Beobachtungen gewogen, nachdem sie mit Filtrirpapier getrocknet waren; das Anfangsgewicht vor der Keimung ist jedoch nicht angegeben.

Dieser Sachverhalt machte den Vergleich mit meinen Resultaten sehr schwer, weil sowohl die Verbrennungswärme, als auch die Wärme-Entwickelung pro KG. Anfangsgewicht berechnet waren; weil die Bestimmungen für verschiedene Keimungsstadien ausgeführt wurden, habe ich gemeint dieses Anfangsgewicht als den am wenigsten willkürlichen Vergleichungspunkt wählen zu müssen.

Fräulein E. Talma hat, im Botanischen Institut zu Utrecht, versucht diese Schwierigkeit zu überwinden und hat in der von Kuyper beschriebenen Weise eine Reihe Beobachtungen ausgeführt, jedoch mit den für meinen Fall nötigen kleinen Änderungen und Ergänzungen in der Berechnung.

Sie bestimmte den Verlauf der Atmung bei 25° C., während der ersten sieben Tage der Keimung. Die 250, zur Beobachtung bestimmten Weizenkörner wurden vor der Keimung gewogen, damit die Atmung nachher pro KG. Anfangsgewicht umgerechnet werden konnte.

Es zeigte sich in der Tat, dass hier, wie es auch mit dem, aus der Verbrennungswärme berechneten Energieverlust, und mit der Wärme-Entwickelung der Fall gewesen war, bei fortschreitender Keimung eine starke Zunahme der Atmung statt fand und dass diese Zunahme verhältnissmässig wieder am stärksten während der ersten zwei Tage der Keimung war.

Diese Abhängigkeit der Atmung vom Keimungsstadium hatte sich früher auch schon aus den Beobachtungen

Keimungsdauer.	mGr. CO_2 pro Stunde ausgeatmet bei 25° C. berechnet pro KG. Anfangsgewicht.	
		Durchschnitt.
Am 2. Tage	826—843	834
„ 3. „	1463—1507	1485
„ 4. „	2421—2483	2452
„ 5. „	2689—2690	2690
„ 6. „	3426—3477	3452
„ 7. „	3891—3975	3933
„ 8. „	4240	4240

Mayer's (1875) und Rischawi's (1876) bezüglich desselben Gegenstandes ergeben.

Aus obiger Tabelle kann der zugehörige kalorische Effekt berechnet werden. Wie schon gesagt wird gerechnet, dass pro mGr. CO_2 2.56 Kal. frei geworden sind. Bei der Berechnung wurde der Durchschnitt der ausgeatmeten Menge Kohlensäure genommen. Zum Vergleich ist neben diesen Zahlen die, in verschiedenen Keimungsstadien bei 25° C. entwickelte, Wärmemenge angegeben. (Siehe Seite 402).

Keimungsdauer.	Energieverlust während der Keimung bei 25° C. berechnet mittelst	
	der Menge ausgeatmeter Kohlensäure.	der Wärme-Entwickelung.
Am 2. Tage	2135 Kal.	363 Kal.
„ 3. „	3802 „	540 „
„ 4. „	6277 „	2938 „
„ 5. „	6886 „	3216 „
„ 6. „	8837 „	4341 „
„ 7. „	10068 „	
„ 8. „	10854 „	

Aus diesen Zahlen kann man schliessen, dass die Atmungsenergie nur zum Teil als Wärme an die Umgebung abgegeben wurde, während ein sehr grosser Teil als solche für die Pflanze aufgehoben wurde.

Es fällt aber auch noch etwas anderes bei der Vergleichung der Atmungsenergie mit der Wärme-Entwickelung auf. Aus der von Kuyper angegebenen Tabelle betreffs der Atmungsintensität bei verschiedenen Temperaturen zeigt sich von 30° bis auf 35° eher eine Abnahme der Atmungsintensität, als eine Steigerung derselben, während die Wärme-Entwickelung sich, nach meinen Beobachtungen, bei 35° C. noch bedeutend steigerte, und erst bei 40° eine Abnahme zeigte.

Die Proportionalität zwischen dem Grade der Wärme-Entwickelung und dem der Atmung ist also jedenfalls keine vollkommene; sehr wahrscheinlich liegt das Optimum der Atmung niedriger als das der Wärme-Entwickelung. Dies stimmt, wie mir scheint, auch sehr gut mit den von Wolkoff und Mayer bei der Untersuchung über den Einfluss der Temperatur auf Atmung und Wachstum erhaltenen Resultaten überein. Diese Erscheinungen zeigten sich bei verschiedenen Temperaturen nicht immer als proportionell. Bis zu einer bestimmten Höhe steigern sich beiden mit der Temperatur; das Optimum der Atmung liegt aber höher als das des Wachstums; bei ± 35° C. nimmt die Atmung ab, während das Wachstum bereits eher nachgelassen hat.

Bei 35° wird also die bei der Atmung frei gewordene Menge Energie etwas abnehmen; das Wachstum oder mit anderen Worten, die verschiedenen synthetischen Prozesse sind schon eher bedeutend verlangsamt.

Die Menge Energie, welche bei vollkommener Proportionalität von Atmung und Wachstum immer für einen bestimmten Teil zu diesen synthetischen Prozessen angewandt würde, ist also verhältnissmässig bedeutend geringer

geworden, während beim verlangsamten Wachstum weniger Energie zu verschiedenen osmotischen Zwecken oder zur Überwinding von Widerständen erforderlich ist.

Es ist also sehr begreiflich, dass die Wärme-Entwickelung in der Nähe von 35° stärker zunimmt als die Atmung und dass das Optimum der ersteren höher liegt.

Vergleiche mit den Angaben in der Literatur.

Es sind in der Literatur nur drei Forscher bekannt, nämlich Bonnier, Rodewald und Peirce, welche sich damit beschäftigt haben, die Menge der von Pflanzen oder Pflanzenteilen entwickelten Wärme zu messen.

Bonnier hat dies mit Hilfe eines Kalorimeters getan, in welchem die Keimung statt fand. Die Temperaturerhöhung des Wassers im Kalorimeter war ein Mass für die Keimungswärme.

Zuerst sollen hier diese Untersuchungen Bonnier's besprochen werden, besonders der Abschnitt in dem die Wärme-Entwickelung bei der Keimung von Getreide behandelt wird.

In den Tabellen, die sich hierauf beziehen, ist die Zahl der Kalorien als Wärme *pro Minute* von *1 K.G. Keimpflanzen* entwickelt, angegeben. Es versteht sich, dass das Gewicht der keimenden Samen während der Keimung durch die Imbibition stark wächst; es erreicht schliesslich mehr als zweimal das Anfangsgewicht.

Um die von Bonnier bestimmten Zahlen mit den meinigen vergleichen zu können, hätte ich sie mit zwei multiplizieren müssen. Diese Berechnung habe ich jedoch nicht ausgeführt; dagegen multiplizierte ich mit 60, damit die Menge Kalorien pro KG. pro *Stunde* gegeben wäre.

Bonnier hat also auch die Wärme-Entwickelung während der Keimung von Weizen bei verschiedenen Temperaturen bestimmt, und fand dafür die folgenden Werte:

Beim Anfang der Keimung bei 0°	0 Kal. —	0 Kal.
„ „ „ „ „ 5,7°	180 „ —	360 „
„ „ „ „ „ 10,5°	720 „ —	900 „
„ „ „ „ „ 15,8°	2100 „ —	1920 „

Diese Werte scheinen mir zu hoch. Ein Vergleich mit meinen Resultaten ist nicht so leicht zu ziehen, weil Bonnier erstens die Wärme-Entwickelung ausschliesslich bei diesen niedrigen Temperaturen bestimmt hat, während meine Bestimmungen sich gerade von 20° aufwärts beziehen, und zweitens weil es ziemlich ungewiss ist, was man unter „dem Anfang der Keimung" versteht.

Bonnier beschreibt dieses Stadium als „der Anfang der Keimung, bei der Erscheinung des Würzelchen's". Wahrscheinlich stimmt dieses Stadium mit einer eintägigen Keimung bei 20° überein, bezieht sich also auf den zweiten Tag de Keimung.

In diesem Stadium fand ich bei 20° weniger als 710 Kal, (Siehe Seite 402). Bei einer Temperatur von 15,8° und niedriger würde man also erwarten, dass viel weniger Wärme produzirt würde. Dazu kommt noch dass sich, wie gesagt, meine Zahlen auf das Anfangsgewicht beziehen, von welchem 1 KG. also ungefähr mit 2 KG. Keimpflanzen übereinstimmt. Meinen Bestimmungen zufolge würde die pro KG. Keimpflanzen entwickelte Menge Wärme bei 15,8° also jedenfalls noch bedeutend weniger als 355 Kal. sein, während Bonnier diese auf 1920 und 2100 Kal. bestimmt.

Ausserdem hat Bonnier die Abhängigkeit der Wärme-Entwickelung von der Keimungsdauer festgestellt. Die Resultate dieser Bestimmungen werden in der folgenden Tabelle angegeben. Bei einigen Stadien ist angegeben, mit welchen Stadien meiner Experimente diese ungefähr übereinstimmen.

Bei 10,5° Weizen.	
12 Stunden in Wasser geweicht.	120 Kal.
Das Würzelchen tritt zum Vorschein.	3120 „
„ „ ist 1.5 cM. lang (am 3. Keimungstage).	1200 „
„ „ ist 3,5 cM. lang (am 4. Keimungstage).	1680 „
Das Koleoptyl ist 8 cM. lang (am 7. Keimungstage).	960 „

Aus dieser Tabelle kann man nicht auf eine anhaltende Zunahme der Wärme-Entwickelung bei fortschreitender Keimung schliessen, wie ich das bei meinen Experimenten konstatirt habe. Bonnier findet zuerst eine besonders starke Zunahme, dann eine starke Abnahme und schliesslich eine Schwankung.

Hier füge ich noch eine, von Bonnier aufgestellte Tabelle bei, wo er die als Wärme (Q_m) abgegebene Energiemenge mit der aus der Kohlensaure-Abgabe (Q_c) und Sauerstoff-Aufnahme (Q_o) berechneten Menge vergleicht.

In diesem Falle wurde Gerste für die Beobachtung gewählt.

16°. Gerste.	Q_m	Q_c	Q_o
12 Stunden in Wasser geweicht	300 Kal.	180 Kal.	180 Kal.
Das Würzelchen tritt zum Vorschein	3720 „	1740 „	2700 „
Hauptwurzel ± 3 mM. lang . .	2400 „	1500 „	1860 „
Koleoptyl 8 cM. lang	900 „	720 „	720 „

Aus diesen Zahlen würde man schliessen, dass die als Wärme abgegebene Menge Kalorien bei weitem diejenige übertrifft, die aus der Menge ausgeatmeter Kohlensäure und aufgenommenen Sauerstoffs berechnet werden kann.

Wenn man aber annimmt, dass, wie oben gezeigt wurde, die Wärme-Entwickelung von Bonnier wirklich bedeutend zu hoch taxirt wurde, dann wird man die letzte Schlussfolgerung auch nicht unterschreiben können. Sind in obenstehender Tabelle die Zahlen der ersten Spalte viel zu gross, so kann man auch nicht auf einen Überschuss der Atmungsenergie schliessen, was jedenfalls sehr unwahrscheinlich ist.

Aus obigen Bemerkungen zeigt sich der grosse Unterschied zwischen den Resultaten Bonnier's und den meinigen. Ein Nachteil seiner Methode ist jedenfalls, dass die Keimpflanzen während der Untersuchung in einem abgeschlossenen Raume verweilten, wo eine allmählige Anhäufung von Kohlensäure statt finden musste.

Weil aber der Vergleich der Resultate oft nur auf Umwegen und nur annäherend zu ziehen war, und weil auch meine Resultate vielleicht in mancher Hinsicht etwas ungewiss sind, so habe ich die vorhergehenden Tatsachen nur angedeutet, ohne sie weiter in Erwägung zu ziehen.

Sind also einerseits die von Bonnier gefundenen Werte der Wärme-Entwickelung wahrscheinlich zu hoch, andererseits sind die von Peirce festgestellten Werte, meiner Ansicht nach, zu niedrig.

Peirce liess die Keimung in Dewar'schen Gefässen stattfinden und berechnete vermittelst der Temperatursteigerung im Innern die Menge freiwerdender Wärme. Die Gefässe mussten also vorher geaicht werden, damit ihre Wärmekapazität bekannt war, zweitens aber musste auch eine Korrektion für den Austausch in Rechnung gebracht werden, und diese Korrektion musste proportionell mit dem Temperaturunterschied des Gefässes und der Umgebung sein. Die Ausstrahlung ist in einem Dewar'schen Gefässe wohl sehr gering, immerhin besteht sie. Peirce brachte wohl eine Korrektion an; dieselbe scheint mir aber zu gering. Dass diese Korrektion nämlich mit

dem Temperaturunterschied des Gefässes und der Umgebung zunahm, zeigt sich weder aus der graphischen Vorstellung, noch aus den Berechnungen.

Die Temperaturmessungen wurden 7 Tage lang fortgesetzt; der siebente Teil der ganzen, während dieser Zeit entwickelten Wärmemenge wurde von Peirce als die Menge pro Tag entwickelter Wärme angesehen. Hier wurde also vorausgesetzt, dass die Wärme-Entwickelung während der Dauer der Beobachtungen (7 Tage) konstant sei, was natürlich auch schon sehr zweifelhaft ist wegen der fortwährenden Temperatursteigerung im Laufe der Beobachtungen.

Peirce experimentirte nun ausschliesslich mit keimenden Erbsen, sodass ein direkter Vergleich mit meinen eignen Resultaten ausgeschlossen ist; aus den Untersuchungen von Bonnier hat sich aber deutlich ergeben, dass die Wärme-Entwickelung bei der Keimung von Erbsen und Weizen ungefähr von gleicher Grösse ist. Die Wärme-Entwickelung bei der Keimung von Erbsen ist eher etwas höher als beim Weizen, und nicht umgekehrt. Ein Vergleich mit meinen Resultaten wird, was dies anbelangt, also jedenfalls nicht ungünstig für Peirce sein können.

Peirce fand im günstigsten Falle, am 4. Tage der Keimung eine Wärme-Entwickelung von 8.55 Kal. pro KG. Anfangsgewicht pro Minute, also 513 Kal. pro Stunde. Beim Studium der von ihm gegebenen Tabellen kommt man zu dem Schlusse, dass die Temperatur an diesem Tage im Dewar'schen Gefässe ungefähr bis auf ± 30° C. gestiegen ist.

Am 4. Keimungstage des Weizens fand ich bei 30° eine Wärme-Entwickelung von ungefähr 5600 Kal. pro Stunde pro KG. Anfangsgewicht berechnet (Siehe Seite 402).

Der Unterschied zwischen 513 Kal. und 5600 Kal. ist natürlich sehr bedeutend. Die von Peirce berechneten Werte scheinen mir tatsächlich zu klein zu sein, und das

wohl hauptsächlich wegen der zu kleinen Korrektion, welche für den Wärmeaustausch in Rechnung gebracht worden war.

Die Untersuchungen Rodewald's betreff der Wärme-Entwickelung beziehen sich auf Äpfel und kommen hier also zum Vergleich nicht in Betracht.

Ausserdem ist noch in den Publikationen Rodewald's und Wilsing's Vergleichsmaterial für die bei der Bestimmung der Verbrennungswärme erhaltenen Resultate, zu finden.

Die beiden Forscher haben sich ausschliesslich mit Trifolium pratense beschäftigt. Deshalb kann ein Vergleich also nur unter Vorbehalt gemacht werden.

Die folgende Tabelle gibt die Verbrennungswärme von Trifolium pratense an, pro gr. Trockengewicht vor der Keimung berechnet und bei verschiedenen Keimungsstadien bestimmt.

	Nach Bodewald.			Nach Wilsing.		
Vor der Keimung .	4916			5052	Unterschied	295
Nach 3. tägiger Keimung		Unterschied	383	4757		
„ 5. „ „	4533			4519	„	238
„ 7. „ „		„	1105	4287	„	232
„ 9. „ „	3428			4076	„	211

Rodewald hat also bei fortschreitender Keimung einen schnell zunehmenden Energieverlust gefunden, während bei den Beobachtungen Wilsing's der Energieverlust während der Keimung ungefähr proportionell mit der Zeit war.

Meine Resultate haben also eine viel grössere Übereinstimmung mit denen Rodewald's als mit denen Wilsing's.

Aber wie gesagt ist ein wirklicher Vergleich des Energieverlustes nicht möglich, da die Untersuchungen nicht an dem gleichen Material vorgenommen worden sind.

Zusammenfassung der Resultate.

Bei der Keimung von Weizenkörnern ist folgendes klar gelegt worden:

Während der ersten 7 Tage der Keimung nimmt der *Energieverlust* immer an Grösse zu.

Diese Zunahme ist verhältnissmässig am 3. Tage am stärksten.

Während der beiden ersten Tage ist der Energieverlust sehr gering, dann findet hauptsächlich Imbibition statt.

Bei fortschreitender Keimung nimmt die *Wärme-Entwickelung* an Grösse zu.

Diese Zunahme ist verhältnissmässig am 3. und 4. Tage am stärksten.

Die Grösse der Wärme-Entwickelung ist von der Temperatur der Umgebung abhängig.

Bis zu 35° C. nimmt die Wärme-Entwickelung mit der Temperatur zu.

Für einen Temperaturunterschied von 10° nimmt die Wärme-Entwickelung mehr als 2 Mal an Grösse zu.

Bei 40° hat die Wärme-Entwickelung abgenommen.

Die vermittelst Bestimmung der Verbrennungswärme gefundene Energieverlust während der Keimung bei 20° C. übertrifft immer die Energiemenge, welche bei derselben Temperatur als Wärme an der Umgebung abgegeben worden ist.

Die *Atmung* nimmt während der Keimung an Grösse zu (Diese Bestimmung galt nur für eine Temperatur von 25° C).

Diese Zunahme is Verhältnissmässig während der beiden ersten Tage am stärksten.

Bei 25° C. ist während der ersten sechs Keimungstage die als Wärme abgegebene Kalorienzahl immer geringer als die durch Atmung frei gewordene Energie.

Die Wärme-Entwickelung erreicht oberhalb 35° C. ihr Optimum.

Dieses Optimum liegt höher als das der Atmung.

Eine vollkommene Proportionalität zwischen Wärme-Entwickelung und Atmung besteht also nicht.

NACHSCHRIFT.

Die auf S. 386 genannte Zeichnung ist Tab. IV.

LITERATURVERZEICHNIS.

Barnes. C. R. The Theory of Respiration. Bot. Gazette, Vol. XXXIX, 1905.

Becquerel. H. Observations sur les moyens à employer pour évaluer la température des végétaux. Ann. d. Sc. nat. 2e série, Bot. T. XII, 1839.

Beek. A. van en Bergsma. C. A. Observations thermo-électriques sur l'élévation de température des fleurs de Colocasia odora. Encyclopédie Méthodique Bot. T. 3. Paris, 1838.

Bonnier. G. Sur la quantité de chaleur dégagée par les végétaux pendant la germination. Bulletin de la Société Bot. de France XXVII, 1880.

Bonnier. G. Recherches sur la chaleur végétale. Ann. d. Sc. nat. 7e série, Bot. T. XVII, 1893.

Borodin. J. Physiologische Untersuchungen über die Athmung der beblätterten Sprosse. Arbeiten der St. Petersburger Gesellsch. der Naturforscher. Bd. VII, 1876. (Russisch). Referat in Just. Bot. Jahresber. Bd. IV, Abt. 2, 1876.

Borodin. J. Untersuchungen über die Pflanzenathmung. Mémoires de l'Acad. impériale des Sc. de St. Petersburg. 7e série, T. XXVIII, no. 4, 1881.

Dutrochet. H. J. Recherches sur la température propre des végétaux. Ann. d. Sc. nat. 2e série, Bot. T. XII, 1839.

Dutrochet. H. J. Sur la chaleur propre des êtres vivans à basse température. Ann. d. Sc. nat. 2e série

Bot. T. XIII, 1840 und Ann. d. Sc. nat. 2e série Zoolog. T. XIII, 1840.

Eriksson. J. Ueber Wärmebildung durch intramolekulare Athmung der Pflanzen. Untersuchungen a. d. Bot. Inst. zu Tübingen. Bd. I, Heft 1, 1881.

Famintzin. A. Stoffwechsel und Umwandlung der Energie in den Pflanzen. Schriften d. St. Petersb. Akad. d. Wiss. 8⁰. St. Petersburg, 1883. (Russisch). Referat in Bot. Centralbl. Bot. XVII, no. 4, 1884.

Goeppert. H. R. Ueber die Wärme-Entwickelung in den Gewächsen und die Erscheinungen beim Gefrieren derselben. Breslau, 1830.

Goeppert. H. R. Ueber Wärme-Entwickelung in der lebenden Pflanze. Vortrag gehalten zu Wien 18 Sept. 1832, in der Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte.

Halder. F. A. Beobachtungen über die Temperatur der Vegetabiliën. Inaugural-Dissertation 1826. (unter Präsidium v. G. Schübler, Tübingen.)

Höber. R. Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig. Verl. v. Wilh. Engelmann 1902.

Hunter. J. Experiments on Animals and Vegetables, with respect to the Power of producing Heat. Philos. Transactions, Vol. LXV, 1775.

Hunter. J. Of the Heat of Animals and Vegetables. Philos. Transactions. Vol. LXVIII, 1778.

Kuyper. J. De invloed der temperatuur op de ademhaling der hoogere planten. Proefschrift. J. van Boekhoven. Utrecht, 1909.

Kuyper. J. Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Atmung der höheren Pflanzen. Recueil des Travaux Botaniques Néerlandais, Vol. VII, 1910.

Lamarck. J. B. de. Encyclopédie Méthodique. III, p. 9. Paris, 1789.

Leick. Erich. Untersuchungen über die Blütenwärme der Araceen. Greifswald, Verl. von Bruncken & Co., 1910.

Leick. Erich. Ueber das thermische Verhalten der Vegetations-organe. Mitt. des naturwiss. Vereins für Neuvorpommern und Rügen. Jahrg. 43, 1911.

Leick. Erich. Ueber den Temperaturzustand verholzter Achsenorgane. Mitt. d. naturw. Vereins f. Neuvorp. und Rügen. Jahrg. 44, 1912.

Mayer. A. Ueber den Verlauf der Athmung beim keimenden Weizen. Landwirtsch. Versuchs-Stationen. Bd. XVIII, 1875.

Mayer. A. Die Abhängigkeit der Pflanzenathmung von der Temperatur. Landwirtsch. Versuchs-Stationen, Bd. XIX, 1876.

Mayer. A. Siehe Wolkoff.

Molisch. H. Ueber hochgradige Selbsterwärmung lebender Laubblätter. Bot. Zeitung. Jahrg. LXVI, Abt. 1, 1908.

Molisch. H. Ueber die Selbsterwärmung von Pflanzen in Dewargefäszen. Zeitschr. f. Bot. Jahrg. VI, Heft 4, 1914.

Nathansohn. A. Der Stoffwechsel der Pflanzen. Verl. von Quelle & Meyer. Leipzig, 1910.

Pfeffer. W. Das Wesen und die Bedeutung der Athmung in der Pflanze. Landw. Jahrb. Bd. VII, 1878.

Pfeffer. W. Studien zur Energetik der Pflanze. Abh. der math. phys. Classe der Königl. Sächs. Gesellsch. der Wissensch. Bd. XVIII, no. 3, 1892.

Peirce. G. J. A new respiration Calorimeter. Bot. Gazette, XLVI, 1908.

Peirce. G. J. The Liberation of Heat in Respiration. Bot. Gazette, LIII, 1912.

Puriewitsch. K. Physiologische Untersuchungen über Pflanzenathmung. Jahrb. f. wiss. Bot. XXXV, 1900.

Raspail. F. V. Nouveau Système de Physiologie végétale et de Botanique. Vol. II, p. 218—229, 1837, Paris.

Reinke. J. Autoxydation in der lebenden Pflanzenzelle. Bot. Zeitung, Jahrg. XLI. 1883.

Rischawi. L. Einige Versuche über die Athmung der Pflanzen. Landw. Versuchs-Stationen, Bd. XIX, 1876.

Rodewald. H. Ueber die Wechselbeziehungen zwischen Stoffumsatz und Kraftumsatz im keimenden Samen. Journal für Landwirtschaft, 1883.

Rodewald. H. Quantitative Untersuchungen über die Wärme und Kohlensäure-Abgabe athmender Pflanzentheile. Jahrb. f. wiss. Bot. XVIII, 1887.

Rodewald. H. Untersuchungen über den Stoff- und Kraft-Umsatz im Athmungsprocess der Pflanze. Jahrb. f. wiss. Bot. XIX, 1888.

Rodewald. H. Weitere Untersuchungen über den Stoff- und Kraft-Umsatz im Athmungsprocess der Pflanze. Jahrb. f. wiss. Bot. XX, 1889.

Sachs. J. v. Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie. Verl. v. Wilh. Engelmann, 1887.

Saussure. Th. de. De l'Action des Fleurs sur l'Air et de leur Chaleur propre. Ann. de Chimie et de Physique. T. 21, 1822.

Schöpf. D. Ueber die Temperatur der Pflanzen. Der Naturforscher XXIII, 1788.

Schübler. G. Siehe Halder.

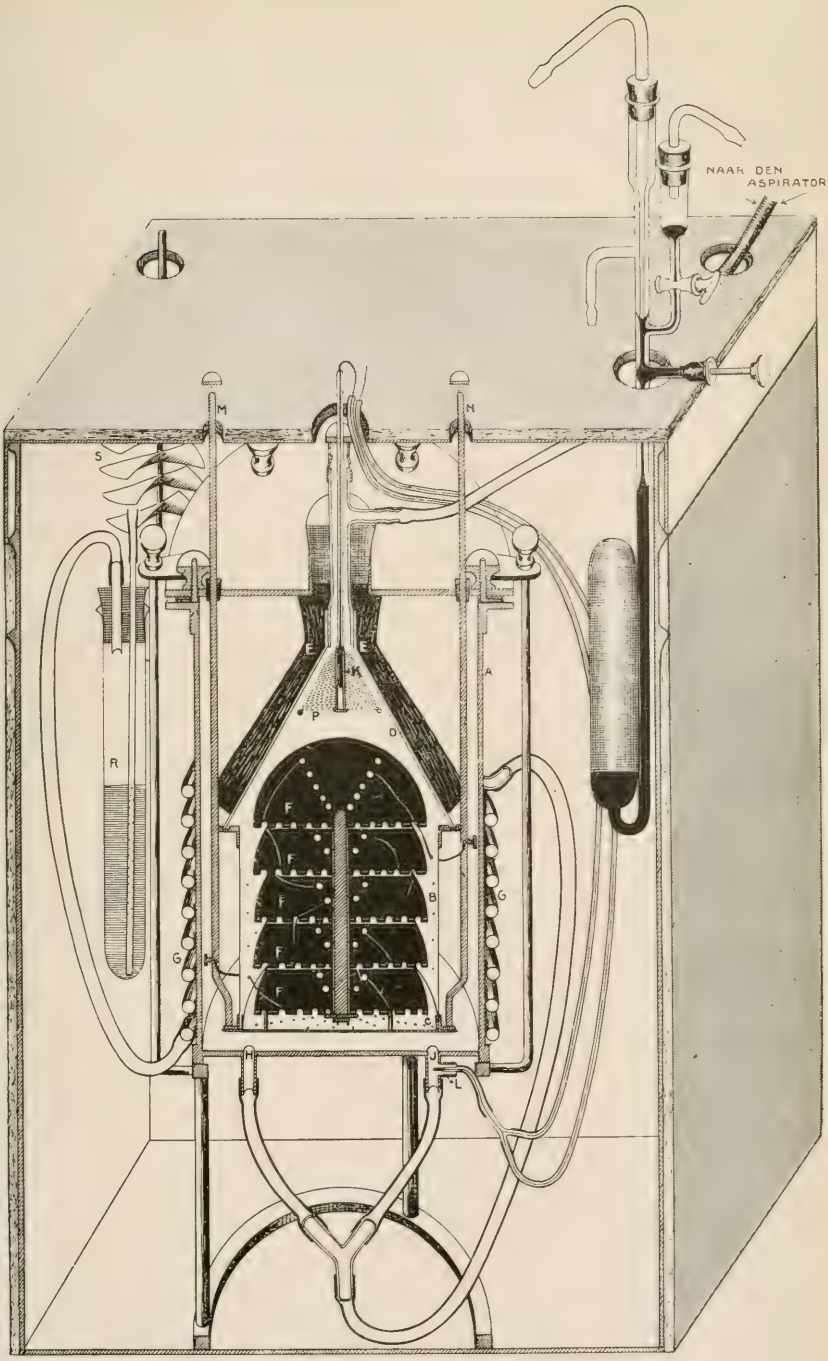
Senebier. J. Physiologie Végétale. T. III, 1800.

Treviranus. L. C. Entwickelt sich Licht und Wärme beim Leben der Gewächse? Zeitschr. für Physiologie, III, 1829.

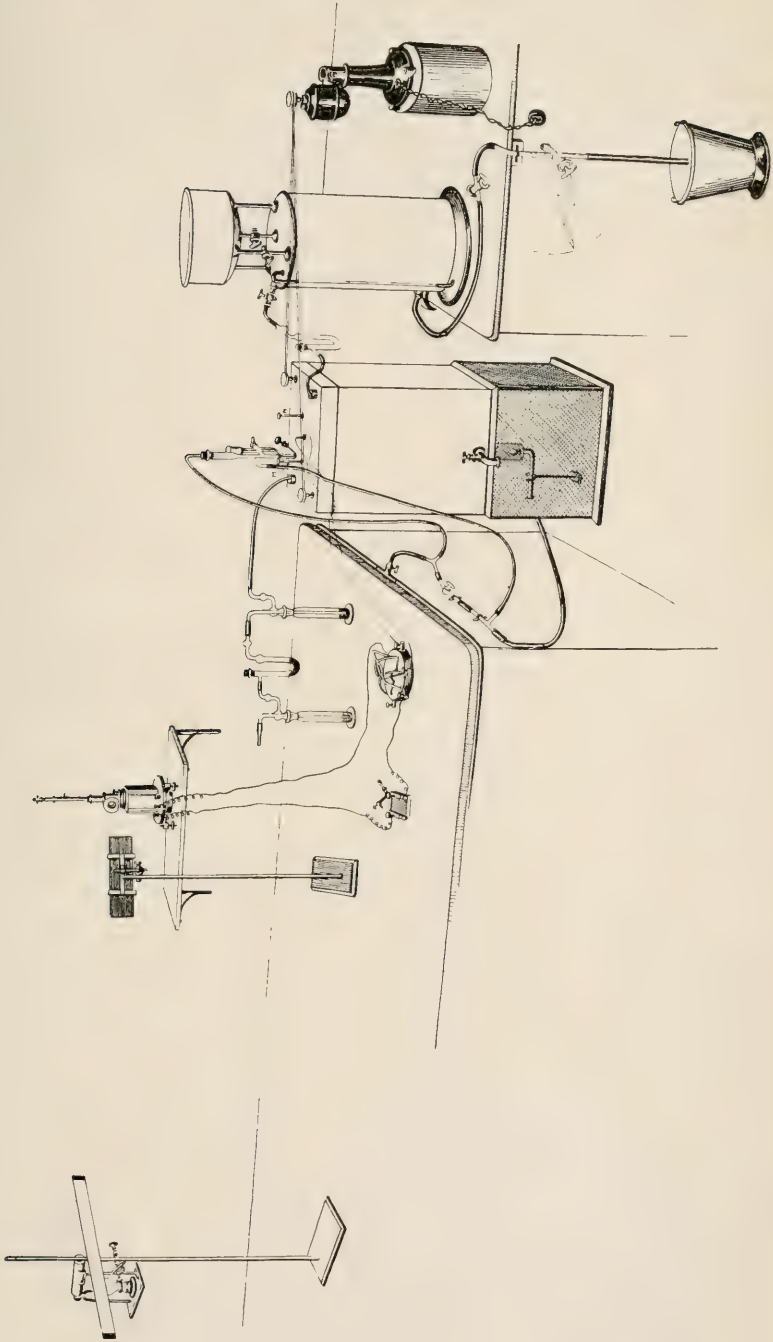
Vrolik G. en Vriese. W. H. de. Tijdschrift voor Nat. Gesch. en Physiologie. II, 1835.

Vrolik G. en Vriese. W. H. de. Nouvelles expériences sur l'élévation de température du spadice d'une Colocasia-odora (Caladium odorum) faites au jardin botanique d'Amsterdam. Ann. d. Sc. Nat. 2e série. Bot. T. XI. 1839,

Vrolik G. en Vriese. W. H. de. Nouvelles expériences sur les changemens que subit l'atmosphère



$^1/_4$ der wahren Grösse.



pendant le développement de la température élevée dans un spadice de Colocasia odora, faites dans le jardin botanique d'Amsterdam. Ann. d. Sc. Nat. 2e série. Bot. T. XIV, 1840.

Wilsing. Stoffumsatz und Kraftumsatz im keimenden Samen. Journal für Landwirtschaft, 1884.

Wolkoff A. von und Mayer. A. Beiträge zur Lehre über die Atmung der Pflanzen. Landw. Jahrb. III, 1874.

INDEX ALPHABÉTIQUE

par

INA VOORMOLEN.

A.

Adonis aestivalis 321.
Aizoaceën 27.
Aldrovanda 27.
Alister (D, Mc.) 354.
Allogamie 287.
Althausen 220.
Anagallis collina 321.
Analytical curve 349, 350, 356, 358,
Anaphalis 28.
Antidromie 40.
Antirrhinum majus 235, 237.
Apium Petroselinum 320.
Araceën 420.
Arctotis 27.
Arisz (W. H.) 44.
Ascherson 42.
Assimilation (kohlensäure) 369, 370.
Athmung 370, 381, 406, 407, 409, 410, 417, 418, 419, 420, 421, 422, 423.
Athmung (intramolekulare) 420.
Athmungsprocess 422.
Autotropismus 51, 177.
Avena 50, 51, 92, 94, 95, 166, 184, 186, 202, 203, 206, 209, 211.
Avena sativa 44, 46, 84, 88.

B.

Baart de la Faille (C. J.) 349.
Bach (H.) 193, 197, 199, 200.
Bateson (W.) 237.
Balanuslarven 45.
Barnes (C. R.) 419.
Baumann (P.) 218.
Baur (E.) 1, 2, 13, 14, 23, 235, 237.
Beckmann'scher Thermometer 383, 389.
Becquerel (H.) 419.
Beek (A. van) 419.

Berberis 27.
Bergsma (C. A.) 419.
Berthelot'sche Bombe 373.
Bignonia 27.
Bildungswärme 379, 405.
Biophytum 27.
Blaauw (A. H.) 46, 48, 55, 81, 83, 84, 91, 92, 167, 168, 169, 176, 185, 187, 188, 190, 192, 195, 204, 205.
Bone (H. B.) 295.
Bonnier (G.) 411, 412, 413 414, 415, 419.
Borodin (J.) 419.
Bremekamp (C. E. B.) 27, 31.
Buchenau 293.
Burck (W.) 218, 223.
Bussy (L. P. de) 8.

C.

Cacteen 27.
Caladium odorum 422.
Castle 236.
Catasetum 27.
Canna 1, 3, 7, 15, 22, 23, 24.
Canna indica 1, 2, 13, 24, 25, 26.
Canna glauca 23.
Canna Warssewiczi 320.
Chemische energie 373.
Chlorideen 40, 42.
Chondrophyllae 30.
Cistineen 27.
Clark (O. L.) 84, 85, 86, 88, 89, 90, 91, 92, 114, 129, 136, 138, 139, 149, 152, 153, 155, 163, 171, 188.
Cohen 373.
Coix Lacryma-Jobi 36.
Colocasia odora 419, 422, 423.
Conspectus generum (Schumann) 340.
Convolutiver Knospenlage 34.
Compositae 294.
Compositen 27.
Correns (C.) 237.
Crocker (Wm.) 49.
Curcuma 340, 345.
Curcuma aurantiaca 344, 345.
Curcuma aurantiaca van Zijp nov. spec. 345.
Curcuma petiolata Roxb. 344, 345.
Curve (analytical) 349, 350. 356, 358.
Curve (empirical) 352, 353, 360, 361, 362.
Curve of Facility 354.
Curve (Frequency) 354, 357, 361, 363.
Curven (Frequentie) 353.
Curve (Logarithmic Frequency) 349.
Curve (Logarithmic) 351, 355, 356, 358, 360, 361, 362, 363.
Curve (normal) 351, 352, 353, 363.
Curve (theoretical) 352, 360, 362, 363.
Curves (skew) 351.

Cynareen 27.
Cynodon 33.
Cynosurus 40.
Cynosurus cristatus L. 32, 41.
Cyclamen persicum 321.
Czapek 191.

D.

Dactylis 40.
Dactylis glomerata L. 32, 41.
Darwin (Ch.) 94, 292, 294, 320, 323.
Darwin (Fr.) 94, 184.
Delpino 292.
Dewarsches Gefäss 376, 383, 384, 385, 389, 414, 415, 421.
Dianthus Caryophyllus 321.
Digitalis purpurea 321.
Diklinie 323, 324.
Dichogamie 323, 324.
Dichogame Pflanzen 293.
Dionaea 27.
Doyer (Lucie C.) 369.
Dorsiventralität 32. 33, 40, 42.
Duplicativer Knospenlage 31.
Durham (F. M.) 236.
Dutailly 36,
Dutrochet (H. J.) 419.
Dymzewiczia 347.

E.

East (E. M.) 236, 290, 291, 317, 318, 319, 321.
Engler 32, 340.
Energie (Chemische) 373.
Energie Umsetzungen 369, 371.
Empirical curve 352, 353, 360, 361, 362.
Erblichkeitslehre 25.
Eriksson (J.) 420.
Erophila verna 279, 289.
Erythraea 29.
Eucurcuma 341.
Exkursions flora (Koorders') 340.

F.

Faille (C. J. Baart de la) 349.
Famintzin (A.) 420.
Fechner 354.
Festuca 42.
Figdor (W.) 188, 190.
Fitting (H.) 96, 179, 180, 181, 182, 189, 191, 192, 195, 196, 197, 202.
Fittingscher Klinostat 67.
Fitting-Pfefferscher Klinostat 56.
Focke (W. O.) 271.
Fototropie 44.
Frequentie curven 353.
Frequency curve 354, 357, 361. 363.
Frequency curve (Logarithmic) 349.
Frequency curves (skew) 350, 354, 356.
Fröschel 167, 169, 176, 190, 192.

G.

Gaertner 294.
Galton (F.) 354.
Geitonogamie 286, 287, 292, 293.
Gefäss (Dewarsches) 376, 383, 384, 385, 389, 414, 415, 421.
Gentiana amarella Hook 29.
Gentiana laxicaulis Zoll 28.
Gentiana prostrata Haenke 30.
Gentiana serrata Gray 29.
Gentiana quadrifaria Bl. 27, 28, 30.
Gentianeen 27, 29.
Géotropisme 50, 53, 167, 182.
Geotropismus 96, 178, 179, 200, 202, 203.
Gesetz (Knight-Darwinsches) 278, 320.
Glossostigma elatinoides 27.
Goebel 32.
Goeppert (H. R.) 420.
Graebner 42.
Gramineen 202.
Guttenberg (H. v.) 95, 96, 100. 103, 104, 105, 106, 190, 202.

H.

Hackel 32, 33, 34, 40.
Hagedoorn (A. L.) 236.
Hagem (O.) 203.
Halder (F. A.) 420.
Harreveld (Ph. van) 67, 182.
Harreveldscher (van) Klinostat 45, 47, 67, 75, 104, 105, 106.
Hayes (H. K.) 291, 317, 319, 321.
Hedychieae 340.
Heliotropismus 50, 94, 188.
Héliotropisme 185.
Herkogame Pflanzen 293.
Herkogamie 233, 324.
Heukels (H.) 278.
Hibiscus africanus 321.
Hildebrand 292.
Hiley (W. E.) 176.
Hitcheniopsis 340, 341.
Höber (R.) 420.
Hoff (Regel van van 't) 92.
Hofmeister 32, 33.
Holwerda (A. O.) 353.
Honing (J. A.) 1.
Hordeen 36.
Hunter (J.) 420.

I.

Iberis umbellata 321.
Imbibition 370, 381, 404, 411, 417.
Intramolekulare athmung 420.
Ipomoea purpurea 321, 323.
Irmisch 37, 38.

J.

Jennings (H. S.) 288.
Jordan 279, 289.
Johannsen (W.) 25, 236, 279, 281, 289, 290.
Jost 86, 96.
Julius 385.
Juncaceae 293.
Junghuhn 27.

K.

Kapteijn (J. C.) 350, 351, 352, 353, 354, 356, 358, 360.
Keeble (Fr.) 237.
Keimungswärme 398, 401, 411.
Kleistogamie 248, 291.
Klincksieck 341.
Klinostat (Fittingscher) 67.
Klinostat (Fitting-Pfefferscher) 56.
Klinostat (van Harreveldscher) 45, 47, 67, 75, 104, 105, 106.
Knight (J.) 49.
Knight-Darwinsches Gesetz 278, 320.
Knospenlage (convolutiver) 34.
Knospenlage (duplicativer) 31.
Kohlensäure-assimilation 369, 370.
Koernicke 23, 25.
Kölreuter 271.
Koorders' Exkursions flora 340.
Kuyper (J.) 406, 407, 409, 420.

L.

Lamarck (J. B. de) 420.
Lampuzium 347.
Lathyrus odoratus 237, 320.
Law of the Geometric Mean 354, 363.
Law of segregation (Mendel's) 239.
Lehmann (E.) 205.
Leick (E.) 420, 421.
Lepturus incurvatus Trin. 42.
Lindley (John.) 218.
Linné 278.
Linum 26, 249, 254, 255, 268, 271, 275, 277.
Linum angustifolium 271, 272, 273, 275.
Linum austriacum 271, 272, 273, 275.
Linum flavum 272, 273, 275.
Linum grandiflorum Desf. 272, 273, 275.
Linum narbonense 271, 272, 273, 275.
Linum perenne 271, 272, 273, 275.
Linum usitatissimum L. 217, 220, 268, 271, 272, 273, 275.
Linum usitatissimum crepitans Böningh 218, 220, 225, 233, 235, 240, 243, 246, 269, 273, 274.
Lobelia ramosa 321.

Loeb 45.
Logarithmic curve 351, 355, 356, 358, 360, 361, 362, 363.
Logarithmic frequency curve 349.
Lolium 36, 42.
Lolium perenne 36.
Luther (Ostwald) 373.
Lychnis 237.

M.

Maillefer (A.) 50, 53, 57, 167, 182, 193, 194.
Martynia 27.
Masdevallia 27.
Massart (J.) 185.
Mast (S. O.) 203, 209.
Matthiola 237.
Mayer (A.) 408, 409, 421, 423.
Methode Piccard-Haberlandt 202.
Melandrium album 237.
Mendel 26.
Mendel's Law of Segregation 239.
Mendelspaltung 2, 26.
Mendelsche Spaltungsregel 218, 239.
Mendels Principles of Heridity 237.
Messungen (physiko-chemische) 373.
Mimosa 27.
Mimulus 27.
Mimulus luteus 321.
Mirabilis Jalapa typ. flava 237.
Mirabilis Jalapa typ. alba 237.
Molisch (H.) 42.
Moll 45.
Monocotylen 37.
Müller 56.
Müller (N. J. C.) 188.
Mus musculus 236.

N.

Nardus 38, 42.
Nardus stricta L. 32, 37, 38, 42.
Nathansohn (A.) 176, 177, 180, 183, 185, 189, 421.
Neger 278.
Nernstbrenner 108.
Nernst projectionslampe 48, 137.
Nernstlämpchen 388.
Nicotiana 291.
Nicotiana rustica brazilia 320.
Nicotiana rustica scabra 320.
Nicotiana Tabacum 320.
Nilsson Ehle (H.) 250.
Noack (K.) 47, 108, 110, 111, 112, 203, 204, 209.
Noll 56.
Normal curve 351, 352, 353, 363.
Nybergh (T.) 92.

O.

Ohno (N.) 180.
Oltmanns (F.) 188, 190, 203.
Ononis minutissima 321.
Orchideen 27.
Oryza 40.
Oscillationen 50.
Osmose 404.
Osmotischer druck 370, 372.

P.

Paal (A.) 196, 200.
Panicum 175.
Panicum colonum 32.
Papaver rhoeas 237.
Papilionaceae 291.
Paspalum 40.
Passiflora gracilis 320.
Pearson 350, 354.
Peirce (G. J.) 411, 414, 415, 421.
Pellew (C.) 237.
Petersen 350.
Pettenkofersche Röhre 406.
Petunia violacea 321.
Pfeffer (W.) 136, 177, 186, 191, 421.
Pfefferscher Klinostat 67, 87, 137.
Pflanzen (dichogame) 293.
Pflanzenathmung 419, 421.
Photometer nach Weber 48.
Phototropismus 44, 50, 84, 88, 101, 111, 168, 178, 184, 188, 196, 197, 199, 200, 202, 212.
Phycomyces 46, 112, 113, 185.
Phycomyces nitens 204.
Physiko-chemische Messungen 373.
Piccard-Haberlandt-methode 202.
Pisum 7.
Pisum sativum 7, 320.
Plate (L.) 236.
Polowzow (W.) 53, 193, 194.
Portulacaceen 27.
Prantl 32, 340.
Prase 218.
Primula sinensis 237, 320.
Principles of Heridity (Mendel's) 237.
Pringsheim (E.) 44, 88, 92, 114, 136, 138, 139, 148, 152, 153, 156, 172, 173, 175, 176, 177, 180, 182, 183, 184, 185, 187, 190, 193, 201, 205.
Punnett (R. C.) 236, 237.
Puriewitsch (K.) 421.

R.

Rodewald (H.) 411, 416, 422.
Roelink (L.) 385.
Rothert (W.) 50, 51, 59, 94, 95, 96, 107.
Rosen 290.
Raspail (F. V.) 421.
Regel van van 't Hoff 92.
Reinke (J.) 421.

Rektipetalität 177.
Respiration 419, 421.
Richter (O.) 49, 190.
Rischawi (L.) 408, 422.
Risz (M. M.) 180, 181.
Rutgers (A. A. L.) 46, 50, 51, 198, 199.
Rutten-Pekelharing (C. J.) 167, 197, 200.

S.

Saccharum 36, 37, 38.
Saccharum officinale L. 35.
Sachs (J.) 50, 203, 422.
Sachs'sche Glocke 63.
Saunders (E. R.) 237.
Saussure (Th. de) 422.
Schöpf (D.) 422.
Schoute (J. C.) 33, 37, 39.
Schübler (G.) 422.
Schumann 341.
Schumann's conspectus generum 340.
Seeger (R.) 30.
Senebier (J.) 422.
Senecio vulgaris L. 353, 355.
Setaria 184.
Shull (G. H.) 237, 290, 316, 318, 319.
Siemens und Halske (Spiegelgalvanometer) 388.
Skew curves 351.
Skew frequency curves 350, 354, 356.
Snellen 48.
Spaltungsregel (Mendelsche) 218, 239.
Spiegelgalvanometer von Siemens und Halske 388.
Stossreizbarkeit 27, 29.
Sweertia 29.

T.

Talma (E.) 407.
Tammes (Tine) 26, 217.
Theoretical curve 352, 360, 362, 363.
Thermometer (Beckmann'scher) 383, 389.
Thieghem (van) 36.
Titration 379.
Torenia 27.
Treviranus (L. C.) 422.
Trifolium pratense 416.
Tröndle (A.) 53, 194, 195, 196, 197, 198, 199, 202, 213.
Tschermak (E. von) 237.

U.

Umbelliferae 294.
Umsetzungen (Energie) 369, 371.

V.

Vaccinium 28.
Valeton (Th.) 346.
Valette 341.
Vandellia nummularifolia 321.
Vicia faba 180.
Vilmorin-Andrieux 219.
Vilmorin 220.
Viola tricolor 321.
Velenovsky 40.
Verbrennungswärme 371, 372, 373, 374, 376, 379, 380, 394, 403, 404, 405, 406, 407, 416, 417.
Vouk (V.) 101, 188.
Vries (M. de) 92, 112.
Vriese (W. H. de) 422.
Vrolik (G.) 422.

W.

Wärmekapazität 374, 382, 384, 385, 390, 414.
Weber (Photometer nach) 48.
Webersches Gesetz 185, 186.
Went 25, 45, 369.
Wheldale (M.) 235, 237.
Wiegand 13.
Wiesner 190.
Wilschke (A.) 75, 94, 95, 96, 97, 100, 101.
Wilsing 416, 423.
Wolk (P. C. van der) 75, 94, 95, 97, 100, 102, 103, 107.
Wolkoff (A. von) 409, 423.

X.

Xenogamie 292, 293.

Z.

Zea 37, 38, 258, 261.
Zea mays L. 37, 236, 290.
Zederbaur (E.) 7.
Zentrifugalkraft 32.
Zielinski (T.) 178, 181, 182.
Zijp (C. van) 340.
Zingiber 346.
Zingiberaceae 340, 346.
Zingiber elatum Roxb. 346.
Zingiber Zerumbet Rosc. 346.

SOMMAIRE.

Articles:

J. C. Baart de la Faille. On the Logarithmic Frequency Curve and its Biological Importance with 4 Textfig. . . 349

Lucie C. Doyer. Energie-Umsetzungen während der Keimung von Weizenkörnern. Mit Tab. IV und V 369

Ina Voormolen. Index alphabétique 424

SOMMAIRE

Articles.

J. A. Honing.	Kreuzungsversuche mit Canna-Varietäten mit 2 Textfig. . .	1
C. E. B. Bremekamp.	Stossreizbarkeit der Blumenkrone bei Gentiana quadrifaria Bl. .	27
C. E. B. Bremekamp.	Der dorsiventrale Bau des Grashalmes nebst Bemerkungen über die morphologische Natur seines Vorblattes mit 4 Textfig.	31
W. H. Arisz.	Untersuchungen über den Phototropismus. Mit 17 Textfig. und Tab. I	44
Tine Tammes.	Die genotypische Zusammensetzung einiger Varietäten derselben Art und ihr genetischer Zusammenhang	217
H. Heukels.	Die Kreuz- und Selbstbefruchtung und die Vererbungslehre	278
C. van Zijp.	Beiträge zur Kenntnis der Zingiberaceën. Mit 1 Textfig. und Tab. II und III	340
J. C. Baart de la Faille.	On the Logarithmic Frequency Curve and its Biological Importance with 4 Textfig. . .	349
Lucie C. Doyer.	Energie-Umsetzungen während der Keimung von Weizenkörnern. Mit Tab. IV und V	369
Ina Voormolen.	Index alphabétique	424

New York Botanical Garden Library
3 5185 00280 2708